This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Acerca de este libro

Esta es una copia digital de un libro que, durante generaciones, se ha conservado en las estanterías de una biblioteca, hasta que Google ha decidido escanearlo como parte de un proyecto que pretende que sea posible descubrir en línea libros de todo el mundo.

Ha sobrevivido tantos años como para que los derechos de autor hayan expirado y el libro pase a ser de dominio público. El que un libro sea de dominio público significa que nunca ha estado protegido por derechos de autor, o bien que el período legal de estos derechos ya ha expirado. Es posible que una misma obra sea de dominio público en unos países y, sin embargo, no lo sea en otros. Los libros de dominio público son nuestras puertas hacia el pasado, suponen un patrimonio histórico, cultural y de conocimientos que, a menudo, resulta difícil de descubrir.

Todas las anotaciones, marcas y otras señales en los márgenes que estén presentes en el volumen original aparecerán también en este archivo como testimonio del largo viaje que el libro ha recorrido desde el editor hasta la biblioteca y, finalmente, hasta usted.

Normas de uso

Google se enorgullece de poder colaborar con distintas bibliotecas para digitalizar los materiales de dominio público a fin de hacerlos accesibles a todo el mundo. Los libros de dominio público son patrimonio de todos, nosotros somos sus humildes guardianes. No obstante, se trata de un trabajo caro. Por este motivo, y para poder ofrecer este recurso, hemos tomado medidas para evitar que se produzca un abuso por parte de terceros con fines comerciales, y hemos incluido restricciones técnicas sobre las solicitudes automatizadas.

Asimismo, le pedimos que:

+ *Haga un uso exclusivamente no comercial de estos archivos* Hemos diseñado la Búsqueda de libros de Google para el uso de particulares; como tal, le pedimos que utilice estos archivos con fines personales, y no comerciales.

+ *No envíe solicitudes automatizadas* Por favor, no envíe solicitudes automatizadas de ningún tipo al sistema de Google. Si está llevando a cabo una investigación sobre traducción automática, reconocimiento óptico de caracteres u otros campos para los que resulte útil disfrutar de acceso a una gran cantidad de texto, por favor, envíenos un mensaje. Fomentamos el uso de materiales de dominio público con estos propósitos y seguro que podremos ayudarle.

+ *Conserve la atribución* La filigrana de Google que verá en todos los archivos es fundamental para informar a los usuarios sobre este proyecto y ayudarles a encontrar materiales adicionales en la Búsqueda de libros de Google. Por favor, no la elimine.

+ *Manténgase siempre dentro de la legalidad* Sea cual sea el uso que haga de estos materiales, recuerde que es responsable de asegurarse de que todo lo que hace es legal. No dé por sentado que, por el hecho de que una obra se considere de dominio público para los usuarios de los Estados Unidos, lo será también para los usuarios de otros países. La legislación sobre derechos de autor varía de un país a otro, y no podemos facilitar información sobre si está permitido un uso específico de algún libro. Por favor, no suponga que la aparición de un libro en nuestro programa significa que se puede utilizar de igual manera en todo el mundo. La responsabilidad ante la infracción de los derechos de autor puede ser muy grave.

Acerca de la Búsqueda de libros de Google

El objetivo de Google consiste en organizar información procedente de todo el mundo y hacerla accesible y útil de forma universal. El programa de Búsqueda de libros de Google ayuda a los lectores a descubrir los libros de todo el mundo a la vez que ayuda a autores y editores a llegar a nuevas audiencias. Podrá realizar búsquedas en el texto completo de este libro en la web, en la página `http://books.google.com`

UC-NRLF
B 3 888 435

GIFT OF
J.C.CEBRIAN

BIOLOGY
LIBRARY
G

REVISTA TRIMESTRAL

MICROGRÁFICA

ÓRGANO DEL LABORATORIO HISTOLÓGICO DE LA FACULTAD DE MEDICINA DE MADRID

PUBLICADA POR

S. RAMÓN CAJAL

Profesor de Histología y Anatomía patológica en la Universidad Central.

TOMO III

Ilustrado con 46 grabados intercalados en el texto.

UNIV. OF CALIFORNIA

MADRID
IMPRENTA Y LIBRERÍA DE NICOLÁS MOYA
Carretas, 8, y Garcilaso, 6.

1898

BIOLOGY
LIBRARY
G

ÍNDICE

I. La Villa : Estructura de los ganglios intestinales (con 4 grabados). (*Conclusión*). 1
S. Ramón Cajal : Estructura del kiasma óptico y teoría general de los entrecruzamientos de las vías nerviosas (con 13 grabados). 15
F. Oloriz : La placa fotográfica como reactivo químico. 67
I. La Villa : Algunos detalles concernientes á la oliva superior y focos acústicos (con 3 grabados). 75
S. Ramón Cajal : Algunos detalles más sobre la anatomía del puente de Varolio y consideraciones acerca del funcionalismo de la doble vía motriz (con 1 grabado). 85
T. Blanes : Sobre algunos puntos dudosos de la estructura del bulbo olfatorio (con 8 grabados). 99
S. Ramón Cajal : Estructura fina del cono terminal de la médula espinal (con 3 grabados). 129
Pedro Ramón Cajal : Centros ópticos de las aves (con 13 grabados). 141
S. Ramón Cajal : La red superficial de las células nerviosas centrales (con un grabado). 199

338994

REVISTA TRIMESTRAL MICROGRÁFICA

ESTRUCTURA DE LOS GANGLIOS INTESTINALES

POR

I. LA VILLA

Estudiante de Medicina.

(Conclusión).

En ningún caso hemos podido comprobar directamente la aserción de Dogiel, acerca de la terminación de las últimas ramificaciones del axon en las fibras musculares. No negamos el hecho; queremos solamente indicar que el trayecto del axon á través de los ganglios es tan largo y complicado, que no cabe sorprender nunca su real terminación. En efecto, después de atravesar dicha expansión dos ó tres ganglios y de marchar, por tanto, por los cordones anastomóticos de éstos, ingresa en los hacecillos de fibras ameduladas constitutivas, en las mallas del plexo principal, de otro plexo de más angostos espacios; y si puede seguirse algunas veces hasta aquí, no se logra sorprender el paso de la misma desde las trabéculas de este plexito á los grupos de fibras lisas. Sólo en dos ó tres casos hemos conseguido ver en este último trayecto alguna que otra colateral, que parecía marchar aisladamente sobre el plano muscular de fibras circulares, pero sin que hayamos acertado á fijar su paradero. En suma, la célula motriz de Dogiel engendra con sus axones una gran parte de las fibras constitutivas del plexo de Auerbach y de los plexitos secundarios de las mallas principales, y acaso se distribuye en las fibras lisas; pero la prueba de esta hipótesis no creemos que haya sido dada por Dogiel, pudiendo solamente estimarla como una conjetura bastante plausible.

Células estrelladas de largas expansiones. — Descritas por Cajal en el interior de los ganglios de Auerbach y de Meissner, han sido también confirmadas por Dogiel, el cual añade á la descripción del histólogo de Madrid algunos datos, que si fueran ciertos, tendrían gran importancia. Como dejamos dicho más atrás, Dogiel supone que en tales corpúsculos hay : un *axon* ramificado en los ganglios inmediatos y conexionado con las células motrices ; y además, *dendritas* larguísimas, que,

emergiendo de los ganglios, penetrarían en la mucosa intestinal, en cuyas vellosidades se ramificarían.

Nuestras observaciones con el método de Ehrlich no nos han permitido confirmar estos interesantes resultados. He aquí todo lo que hemos

Fig. 1.—Ganglios del plexo de Auerbach del intestino del conejo de un mes. Método de Ehrlich.—A, células monopolares con axon; B, células de largas radiaciones; C, células monopolares con excrecencias cortas; D, E, F, células con dendritas y axon; H, otra célula de largas radiaciones; I, colateral intraganglionar de un axon.

visto en nuestras casi innumerables tentativas de coloración de las citadas células.

Los corpúsculos de largas expansiones son, con efecto, más raros que

los motrices, según expresa Dogiel, y su posición en el ganglio suele ser central (fig. 1, *B*), aunque no es raro tampoco, como dibujamos en la figura, 1, *H*, ver elementos de esta especie emplazados en la región ganglionar cortical. Su talla corresponde, sobre poco más ó menos, á la de las células motrices, aunque no faltan casos en que la estatura es menor; y finalmente, su forma es estrellada, con larguísimas y, en general, lisas y dicotomizadas expansiones. Perseguidas éstas suficientemente, se advierte que algunas pierden rápidamente su coloración, sin que quepa averiguar su paradero, mientras que otras, ordinariamente más gruesas, ingresan, ya en ganglios inmediatos, ya en los cordones interganglionares. En la figurada en *B* (fig. 1), dos expansiones fueron seguidas hasta dos distantes hacecillos, y una hasta un ganglio próximo. En la marcada con *H*, la fig. 1, lo menos cuatro prolongaciones iban á ganglios inmediatos ó á fascículos fibrilares interganglionares. En algún caso pudimos notar bifurcaciones, y aun emergencia de colaterales, durante el curso extraganglionar de las referidas expansiones.

Entre todas estas expansiones, ¿hay una que tenga diferenciación de axon? Imposible saberlo ; todas poseen aspecto varicoso, todas tienen los bordes igualmente lisos, todas parecen larguísimas, todas, poco más ó menos, exhiben, una vez alejadas de la célula, un diámetro muy semejante. Así que nosotros estamos muy maravillados de que Dogiel haya podido discernir una expansión nerviosa entre tantas prolongaciones iguales, y nos sorprende tanto más esta distinción, cuanto que no vemos en qué criterio puede basarse.

¿Se apoyará en el morfológico? Imposible, porque todas las expansiones poseen iguales caracteres. El rasgo de la no ramificación, ni deja de observarse en varias prolongaciones, ni aunque se advirtiera de vez en cuando en una de éstas, bastaría para caracterizarla como axon. Por otra parte, el criterio del aspecto espinoso no es aplicable en las células del intestino donde todas las expansiones celulares (salvo las dendritas de las células de Dogiel) son más ó menos lisas y propenden igualmente á sufrir esa degeneración varicosa impuesta por las condiciones de acción del método de Ehrlich. ¿Será el del diverso comportamiento de la arborización terminal de una expansión con relación á las demás? Si esto se comprobara resultaría un excelente criterio, pues como ha demostrado Cajal (1) la diferenciación morfológica representa una adaptación secundaria á los principios superiores de la diferenciación funcional y de conexiones. Pero por nuestra desgracia, todas nuestras fatigas para perseguir estas expansiones hasta su real terminación, han resultado fallidas.

(1) *Cajal:* El sistema nervioso del hombre y de los vertebrados, fasc. 1.°, 1897.

En ningún caso, hemos logrado, por ejemplo, sorprender la penetración de las susodichas dendritas receptoras de Dogiel hasta la mucosa, ni aun hasta el espesor de la túnica de fibras circulares. Tampoco hemos conseguido ver las ramitas colaterales que el pretendido axon de estas células suministraría á su paso por una serie considerable de ganglios.

Es más; el método de Ehrlich permite en algunas ocasiones reconocer el axon por una particularidad interesante de la reacción, que consiste en la coloración exclusiva de dicha expansión, en cuyo origen se deposita intensamente el azul, mientras que el soma y las dendritas aparecen con gran palidez. Este hecho revelador del axon en los corpúsculos del gran simpático intervertebral, células de los centros nerviosos cerebro-raquídeos, etc., se comprueba también en los ganglios de Auerbach donde á menudo el axon, exclusivamente teñido, destaca fuertemente en su origen, mediante un grumo de color intenso, del soma vagamente coloreado (fig. 1, *A*) de que procede. Pues bien, jamás hemos sorprendido este fenómeno en los corpúsculos de largas expansiones; éstas ó aparecían en totalidad igual ó casi igualmente coloreadas, ó se mostraban idénticamente pálidas.

Con todo lo cual no pretendemos negar lo afirmado por Dogiel. Un hecho negativo, no invalida otro positivo; pero para que la ciencia admita la existencia de un hecho, es preciso que sea dable su comprobación por varios observadores. Así que hasta que no se realice esta verificación colectiva, creemos estar en nuestro derecho al calificar la morfología y conexiones singulares del pretendido tipo sensitivo de Dogiel como una conjetura ingeniosa de este autor, con lo cual ha querido explicar anatómicamente las recientes inducciones de los fisiólogos, traspasando, á nuestro modo de ver, la esfera de los hechos observados, los cuales no permiten por ahora formar un juicio seguro sobre la morfología total de los referidos elementos. También Kölliker que ha estudiado los ganglios intestinales después de Dogiel, se mantiene en una prudente reserva sobre la referida doctrina y acerca de los hechos anatómicos en que se funda. En sentir de Kölliker (1) el sistema simpático carece de células sensitivas especiales; y si en él ocurren reflejismos por excitación sensitiva, es porque dicho sistema contendría, entremezclados con sus fibras ordinarias, numerosos tubos medulares nacidos en los ganglios raquídeos, tubos que podrían ramificarse en las vísceras y mucosas.

Fibras nerviosas de paso. — Bien descritas por Cajal y Dogiel, estas fibras son numerosísimas y se disponen en hacecillos tortuosos en todas las regiones del ganglio, pero de preferencia en la porción axial. De

(1) *Kölliker:* Lehrbuch der Gewebelehre, 6 Auf. 2 Bd. 1896.

ellas se distinguen dos especies : delgadas, que no son otra cosa que los axones de las células de Dogiel y los apéndices de los corpúsculos estrellados de largas radiaciones ; y gruesas, escasas en número y caracterizadas por su enorme longitud.

En nuestras preparaciones, aparecen muy claramente coloreadas las fibras gruesas. Estas ingresan en el intestino con los nervios mesentéricos, ganan el plano del plexo de Auerbach y cruzan, cambiando repetidas veces de dirección, infinidad de ganglios á los cuales abandonan colaterales robustas ramificadas en torno de las células. Al nivel de muchos ganglios, se bifurcan simplemente ó emiten una rama colateral, destinada á otros ganglios y comportada como el tallo de origen, es decir, proveedora de colaterales para el interior de nuevos acúmulos ganglionicos. La enorme extensión de la ramificación de tales fibras (extensión que en algunos preparados pasaba de 4 milímetros) y la multitud de sus bifurcaciones y colaterales, impide por lo común abarcar en un preparado su total distribución. Ignoramos, por tanto, si tales fibras suministran ramas á los elementos musculares, ó si, como parece más probable, limitan su ramificación al espesor de los ganglios, estableciendo de esta suerte un lazo de unión entre los centros nerviosos medulares y simpáticos y los ganglios intestinales.

Las fibras gruesas pudieran venir de la médula espinal, como prefiere Dogiel, correspondiendo en tal concepto á los tubos motores simpáticos de *primer orden* de Kölliker, ó á las fibras *preganglionicas* de Langley ; pero juzgamos algo más verosímil la hipótesis de Cajal, quien las estima como fibras del gran simpático general (fibras *motoras de segundo orden* de Kölliker, *post-ganglionicas* de Langley). En favor de esta conjetura, habla la ausencia de mielina de las mismas y la falta total de estrangulaciones. En último caso y cualquiera que sea la opinión aceptada sobre el origen de tales fibras, la fisiología no hallaría embarazo en explicar los movimientos suscitados en el intestino por estimulación de la médula espinal ó de sus raíces anteriores. Todo se reduce á que, en la suposición de Cajal, habría dos neuronas entre la médula y el intestino (neurona motriz medular terminada en los ganglios simpáticos, neurona simpática, acabada en el intestino) ; y en la de Dogiel una sola, sin contar naturalmente el elemento motor de Dogiel, residente en los ganglios de Auerbach y anillo intermediario entre las citadas fibras motoras y los elementos contráctiles.

Células intersticiales de Cajal.—Estos singulares corpúsculos, descritos primeramente por Cajal en el páncreas y tubo intestinal de los mamíferos y en el intestino de la rana (en éste coloreadas por el azul de metileno), han sido bien teñidas por Dogiel en el conejo de Indias, presentán-

dolas como células fusiformes, triangulares y estrelladas, cuyas expansiones, prolijamente ramificadas y exentas de diferenciación en axon y dendritas, se concentrarían particularmente en torno de los vasos. Kölliker, que las ha confirmado también con el método de Golgi, emite dudas acerca de su significación, inclinándose á estimarlas como células conectivas dispuestas en red. Pero esta interpretación de Kölliker es inadmisible por las siguientes razones : 1.ª Las células de Cajal poseen larguísimas expansiones fibrilares ramificadas en ángulo agudo ó recto y dispuestas en plexos de aspecto nervioso ; mientras que los elementos conjuntivos afectan como es sabido forma laminar y están provistos de expansiones cortísimas, poco ramificadas, aplanadas y extraordinariamente delgadas. 2.ª Las expansiones de las células de Cajal se tiñen intensamente por el azul de metileno, que jamás colorea las células conjuntivas. El método de Golgi las impregna también, y en las preparaciones en que aparecen no se muestra nunca coloreado ningún corpúsculo conjuntivo. 3.ª Las expansiones de las células de Cajal son varicosas y el aspecto varicoso se exagera por la acción del aire ó de otras condiciones anejas al método de Ehrlich, habiendo motivos para presumir que la formación de estas varicosidades, así como la extrema vulnerabilidad protoplásmica que suponen, son cosas peculiares de las expansiones de las neuronas. En todo caso, si fuera cierto que se trataba de elementos conectivos, Kölliker se vería obligado á imaginarlos como una variedad sumamente especial de células conjuntivas, habitante de manera exclusiva en los órganos provistos de plexos nerviosos simpáticos (vasos, glándulas y músculos lisos). Sin pretensiones de dar como cancelada la cuestión, antes bien confesando su gran obscuridad, nosotros nos inclinamos á creer que las citadas células son positivamente neuronas, pero de carácter primitivo, sin diferenciación histológica de expansiones, á la manera de los elementos nerviosos más rudimentarios de la hidra y otros invertebrados. Más difícil es emitir un juicio medianamente probable sobre su significación fisiológica y su mecanismo de acción. De esto, empero, trataremos más adelante : por ahora, limitémonos á examinar los hechos de observación arrojados de las preparaciones del azul de metileno.

Las células de Cajal son innumerables. En las coloraciones algo completas del método de Ehrlich todo el espacio comprendido entre las dos túnicas musculares y los principales intervalos de los paquetes de fibrocélulas aparecen llenos de tales elementos. No residen solamente, conforme afirma Dogiel, en el contorno de los ganglios de Auerbach y alrededor de los vasos, sino también, y de modo preferente, en las mallas del plexo de Auerbach, irregularmente diseminados y dispuestos de modo que al primer examen parecen formar una red apretada. En la fig. 2

hemos dibujado el plexo formado por los citados elementos, tanto en la periferia ganglionar, como en las mallas intergangliónicas. En obsequio á la claridad, sólo reproducimos un corto número de elementos.

Su forma general es fusiforme, pero más á menudo triangular y aun estrellada. Por lo común, emiten tres gruesas expansiones protoplásmicas, ásperas de contorno y bien pronto divididas y subdivididas varias veces.

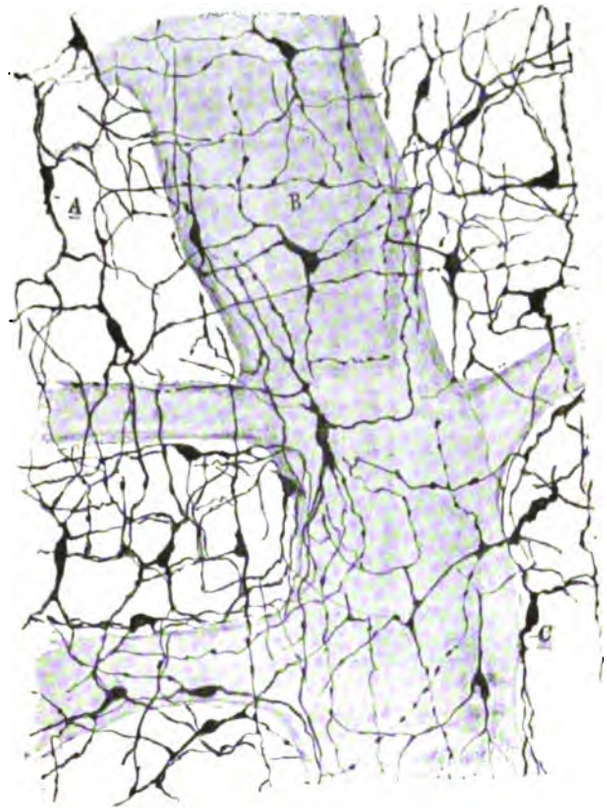


Fig. 2. — Células de Cajal situadas en el plano de los ganglios de Auerbach. Método de Ehrlich.—A, células situadas en las mallas intergangliónicas ; B, anastomosis entre dos células ; C, células marginales ó perigangliónicas.

Por lo demás, el aspecto del soma varía en los distintos mamíferos : en los batracios domina la figura en huso, y son relativamente espesas; en los pequeños mamíferos (conejo de Indias, ratón y conejo) son más pequeñas, aumentando el número de expansiones y dominando el tipo triangular; y en el gato y perro son mucho más grandes, anchas y delgadas, poliangulares y, sin duda por su aplanamiento y consiguiente difusión de

la materia cianófila, no muestran tan intensa coloración como las del ratón, rata y conejo. Las expansiones, en la primera parte de su trayecto y cuando todavía son espesas, carecen de varicosidades y de orientación bien precisa, salvo las periganglionares que contornean la superficie ganglionar, amoldándose á sus curvaturas; mas en cuanto se adelgazan se tornan fuertemente varicosas, y en sus divisiones domina el ángulo recto. Este modo de ramificación se advierte, sobre todo, en las células de las mallas y en las situadas entre los hacecillos de fibras musculares, y resulta positivamente de la adaptación de las expansiones á la dirección dominante de los intersticios musculares en que se alojan. En definitiva, y después de un trayecto variable, las últimas ramas cesan de pronto, ofreciendo una varicosidad al parecer terminal.

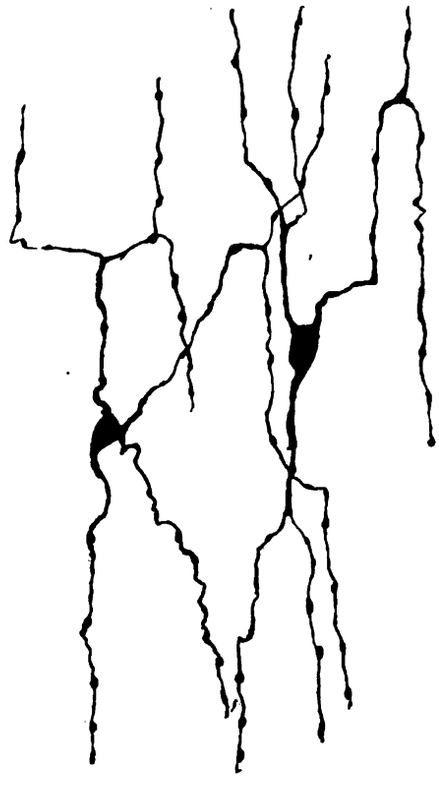


Fig. 3. — Células de Cajal situadas debajo de la capa de fibras musculares transversales. Método de Ehrlich.

En muchos casos se comprueba que dos ramas llegadas de células diversas entran en contacto, aplicándose una á otra y marchando en el mismo plano; á veces se observan positivas anastomosis (1), lo que pudiera depender de la fusión de varicosidades pertenecientes á expansiones en contacto, ocurrida por efecto de las alteraciones provocadas en las células nerviosas por las condiciones inherentes al método de Ehrlich (fig. 2, *B*). Las expansiones de los corpúsculos periganglionares se extienden por la superficie, tanto del ganglio cuanto de los cordones interganglionares, pero no

(1) Estas anastomosis han sido también reconocidas por Cajal, que no las niega en absoluto para todas las neuronas, sino para las de categoría superior de vertebrados é invertebrados. Véase: *Histología del sistema nervioso del hombre y vertebrados*, fasc. 1, pág. 65.

parecen penetrar en el espesor de éstos, ni ponerse en relación con los elementos motores de Dogiel; en general, hemos creído notar que, tras un trayecto variable, las más delgadas expansiones ingresan en las mallas intergangliónicas y buscan la conexión con los planos de fibras musculares.

Las células de Cajal existen también, como dejamos dicho, en el espesor de las túnicas musculares, y singularmente, como ha descubierto dicho autor, por debajo de la túnica de fibras circulares. Estas últimas células, constitutivas de un plexo extraordinariamente rico, no parecen haber sido coloreadas por Dogiel; en nuestras preparaciones del intestino del conejo de Indias aparecen muy bien, y de ellas mostramos dos ejemplos en la figura 3. En tales células se nota claramente la susodicha acomodación de las expansiones á la direccion general de los intersticios, dado que los somas y apéndices principales marchan en el sentido de las fibras contráctiles, entrando probablemente en contacto con los hacecillos de fibrillas nerviosas motoras.

Tocante á la significación funcional de las células de Cajal nada positivo cabe declarar, sin temor de caer en hipótesis totalmente arbitrarias. Solamente á título de posibilidad nos atreveríamos á apuntar la idea de que tales elementos representan algo así como depósitos de fuerza destinados á la contracción de las fibras lisas. La lentitud y duración de la contracción de los músculos lisos podría depender, no tanto de la índole misma del protoplasma muscular, cuanto de la continuidad de acción provocada por la lenta descarga de las innumerables células intersticiales. Esta descarga no se operaría quizá de un modo autónomo sino por la excitación de las fibrillas nerviosas motrices, con las cuales las citadas expansiones de los elementos de Cajal parecen tener íntima relación.

Otras hipótesis son también posibles.

¿Constituyen acaso dichos elementos aparatos sensitivo-motores elementales? O en otros términos, de sus varias expansiones ¿no podría suceder que unas condujeran celulípetamente absorbiendo excitaciones sensitivas, y otras transmitieran celulífugamente, llevando la excitación convertida en impulso motor á las fibras lisas? Si tal pudiera aceptarse, los referidos corpúsculos regirían automáticamente los reflejismos locales del intestino, quedando el aparato gangliónico reservado para los reflejos más difusos y para las acciones impuestas por la médula y simpático central. Pero es preciso confesar, que este dictamen no cuenta en su apoyo con ningún hecho fisiológico favorable. Fuerza es, pues, ante la dificultad del problema, permanecer en la duda y esperar la luz que arrojen nuevos experimentos.

Ganglios del plexo de Meissner. — El azul de metileno colorea con

gran rareza las células de este plexo, á causa de su gran profundidad, y por tanto, de la dificultad del arribo del oxígeno del aire, necesario, como es notorio, para el depósito de dicho color en los elementos nerviosos. En varios casos, sin embargo, hemos logrado verlas bien coloreadas en el intestino del conejo común y conejo de Indias.

En la fig. 4 reproducimos el aspecto que ofrecían los elementos mejor coloreados. Trátase de células gruesas, fusiformes, semilunares ó estrelladas, de las cuales brotan expansiones robustas, unas divididas cerca

Fig. 4.—Células de los ganglios de Meissner del conejo. Coloración por el método de Ehrlich Bethe.—A, célula multipolar de largas radiaciones extendidas á tres cordones intergangliónicos; B, C, células de tipo estrellado también provistas de largas expansiones; D, fibra nerviosa de paso que emitía colaterales para el interior de un ganglio.

de su emergencia en pleno ganglio, otras indivisas largo trecho y á menudo bifurcadas á su paso por otros ganglios. Todas estas expansiones poseen iguales caracteres morfológicos, coincidiendo en espesor, lisura y aspecto varicoso; ninguna presenta ese contorno irregular propio de las dendritas. En virtud de estos rasgos, Cajal ha supuesto que las células de los ganglios de Auerbach carecen de diferenciación de expansiones,

pudiendo estimarse todas ó casi todas como axones legítimos, algo así como amacrinas retinianas, en que la arborización terminal de la expansión somatófuga, en vez de brotar de un tallo, nace directamente del soma. Por su parte, Dogiel describe en los plexos de Meissner sus dos tipos de células, el *motor* con dendritas cortas, terminadas dentro del ganglio, y el *sensitivo* de largas radiaciones, es decir, el mencionado por Cajal. Las expansiones de este último tipo celular, confiesa Dogiel, comprobando en esto la descripción del histólogo de Madrid, que son larguísimas, saliendo del ganglio y pasando á los cordones comunicantes, y aun á otros ganglios ; pero entre ellas distingue una prolongación con caracteres de axon.

También Kölliker parece haber logrado colorear este tipo de largas radiaciones, según resulta de la descripción y de las figuras dadas en la última parte de su libro de histología ; pero modificando su antiguo parecer favorable á las ideas de Cajal, hoy atribuye también á tales células la presencia de un axon, bien que sin dar razón motivadora de esta opinión. Semejante mudanza de juicio es tanto más singular, cuanto que las figuras anejas al libro de Kölliker, referentes á las células del plexo de Meissner, muestran solamente expansiones larguísimas, todas semejantes en aspecto y en un todo comparables á las reproducidas en las figuras del trabajo de Cajal (1). Esta falta de armonía entre el objeto dibujado y la descripción del mismo, muestra bien á las claras la influencia de la hipótesis preconcebida.

Por nuestra parte, y después de haber examinado atentamente los ganglios de Meissner mejor impregnados con el azul de metileno, sólo hemos tenido la fortuna de hallar las células de largas radiaciones ó tipo descrito por Cajal; los corpúsculos motores de Dogiel han faltado por completo.

Y tocante á los caracteres de dichas células de largas radiaciones, no encontramos motivo para modificar el esquema morfológico dado por Cajal. Es cierto que en algunas células, en la fig. 4, *B*, por ejemplo, parece existir alguna expansión más corta que en las otras ; pero esto ocurría siempre en aquéllas cuya coloración fue muy pálida, y en donde cabía presumir una reacción incompleta del azul. En cambio, en dicho elemento se veían cinco prolongaciones extra-ganglionares de parecido aspecto, lisas, varicosas, de las cuales dos se siguieron á larguísimas distancias, sin que jamás mostraran divisiones. En la célula *C*, una expansión formaba un penacho de tres ramas, dispuestas paralelamente dentro de un haz interganglionar, mientras que dos expansiones, permanecieron

(1) Véase *Kölliker*: Handbuch der Gewebelehre 6, Aufl. 2. Band. Figs. 842, 843 y 844.

indivisas sobre largos itinerarios. En fin, la célula *A* no presentaba ninguna rama de dudoso término intraganglionar; todas sus prolongaciones de análogas propiedades, ingresaban emparejadas en tres fascículos divergentes de cordones del plexo de Meissner.

En suma, sin negar la posibilidad de que una expansión sea más larga que las otras, nosotros no hallamos justificada la distinción de un axon, al menos fundada sobre propiedades morfológicas.

No quiere esto decir que seamos refractarios en absoluto á la admisión en este tipo celular de dos especies de expansiones; mas esta distinción debería fundarse exclusivamente en consideraciones fisiológicas. Por ejemplo, si pudiéramos perseguir suficientemente las citadas prolongaciones y viéramos que las unas se dirigían á la mucosa intestinal, y una ó varias á los planos musculares, ó también que unas se terminaban constantemente dentro de ganglios, buscando conexión con fibras nerviosas, en tanto que otra se distribuía en las fibras lisas de la vellosidad, nosotros, aun en ausencia de datos morfológicos capaces de establecer contraste entre ambas especies de apéndices, no tendríamos inconveniente en tomar por dendritas las prolongaciones axípetas ó celulípetas, y por axon ó axones las celulífugas. Mas hasta hoy, toda tentativa para fijar la real terminación de las referidas expansiones, ha quedado sin efecto. Cuanto en este sentido hemos logrado, ha sido sorprender la penetración de algunos apéndices nacidos de células de Meissner en el plexo periglandular contiguo, y aun en la base de las vellosidades.

Fibras terminales y de paso. — Descritas por Cajal y confirmadas por Dogiel, se colorean de vez en cuando por el método de Ehrlich. En la figura 4, *D*, presentamos una de ellas, gruesa, que pasaba de unos á otros ganglios, y que parecía llegar del plano del plexo de Auerbach. Quizá se originaba en el gran simpático general, y era de igual especie que las antes descritas en los ganglios de este último plexo. Al pasar estas fibras por los ganglios, suministran tal cual colateral, terminada en una arborización pericelular fuertemente varicosa, y por último, tras un curso variable, el tallo de origen se agota al parecer dentro de la pléyade gangliónica.

La mayor parte de las demás fibras de paso carecen de colaterales, y se continúan verosímilmente con las expansiones larguísimas de las células de Meissner. En algunos ganglios, tales expansiones ofrecen bifurcaciones, pasando cada rama á fascículos intergangliónicos distintos.

En resumen, y para no alargar sobremanera este trabajo con críticas y discusiones prolijas, condensaremos el fruto de nuestras observaciones en las proposiciones siguientes :

1.ª Los ganglios de Auerbach poseen dos tipos celulares: tipo de Do-

giel ó con diferenciación de expansiones, y tipo de Cajal ó de largas radiaciones, exento de diferenciación apreciable de éstas.

2.ª Es imposible determinar en el estado actual de nuestros estudios, cuál es la terminación del axon del tipo de Dogiel, y cómo y en dónde acaban las expansiones del tipo de Cajal. La opinión de Dogiel, quien considera estos últimos corpúsculos como una categoría de células sensitivas, es una hipótesis anatomo-fisiológica desprovista de base, y cuyo objeto parece haber sido armonizar la anatomía con ciertos postulados fisiológicos. Tampoco hallamos suficientemente fundada la hipótesis de Kölliker, al negar en absoluto carácter sensitivo á las células de los ganglios simpáticos.

3.ª En los ganglios de Meissner sólo hemos podido hallar los elementos de largas radiaciones señalados por Cajal.

4.ª Los ganglios de Auerbach y Meissner contienen fibras llegadas de otros centros, las cuales, como descubrió Cajal, suministran colaterales arborizadas en torno de las células gangliónicas. Estas fibras acaso correspondan á las post-gangliónicas de Langley ó á las motoras de segundo orden de Kölliker.

5.ª En torno de los vasos, de ganglios, y entre los planos y paquetes de fibro-células, hállanse unos corpúsculos nerviosos menudos, sin diferenciación de expansiones, los cuales en su mayor parte parecen aplicarse y ramificarse en las fibras lisas. El papel fisiológico de estos corpúsculos primeramente señalados por Cajal, es todavía enigmático. Puede, sin embargo, conjeturalmente considerárselos como un anejo de los plexos nerviosos terminales en los músculos de fibra lisa.

ESTRUCTURA DEL KIASMA ÓPTICO

Y TEORIA GENERAL DE LOS ENTRECRUZAMIENTOS DE LAS VIAS NERVIOSAS

POR

S. RAMÓN CAJAL

La composición del kiasma óptico parecía cuestión definitivamente cerrada después de las investigaciones clásicas de Gudden (1) y Ganser (2), Tartuferi (3) y de las minuciosas y extensas de Singer y Münzer (4), Henschen (5), Monakow, etc., (6). Estas indagaciones nos habían enseñado que en cada cinta óptica existen: fibras *ópticas directas* nacidas en el lado temporal de la retina homolateral, y *fibras cruzadas* brotadas de la parte nasal de la retina del lado opuesto. Entre estos conductores, cabría todavía distinguir las *fibras pupilares* llegadas de la retina y especialmente destinadas á la provocación (por enlaces con el foco motor ocular común) del reflejo pupilar, las *fibras centrífugas* (Cajal, Dogiel) nacidas en los centros ópticos y consagradas á llevar al ojo alguna acción acaso indispensable á la función conductriz de la retina, y, finalmente, el *haz macular* (dividido también en cruzado y directo), engendrado en la mácula lútea, es decir, en aquel paraje de la membrana visual donde es mayor el poder diferenciante.

Pero como gran parte de estos resultados se han conseguido por métodos anatomo-patológicos (de Gudden, de Marchi) no siempre fáciles

(1) *v. Gudden*: Ueber die Kreuzung der Nerverfasern in Kiasma nervorum opticum. *Arch. f. Ophthalmologie.* Bd. XXV.

(2) *Ganser*: Vergleichend. anat. Studien uber das Gehirn des Maullwurf. *Morphol. Jahrbuch.* 1882.

(3) *Tartuferi*: Studio comparativo del tratto otico &. Torino, 1881.

(4) *Singer u. Münzer*: Beitrage zur Kenntnis des Sehrnervenkreuzung. Wien. 1888.

(5) *Henschen*: Klinische und anatomische Beitrage zur Pathologie des Gehirns. Bd. I. II. u. III. Upsala. 1890, 1892 u. 1893.

(6) *Monakow*: Gehirnpathologie. Wien. 1897. — Véase: Experimentale und pathologisch-anatomische Untersuchungen uber die optischen Centren und Bahnen. Arch. f. Psych. Bd. XXI.

de interpretar, algunos autores, tales como Michel (1) y Kölliker (2), han revisado la cuestión, sometiéndola á la piedra de toque de los métodos anatómicos puros, es decir, á la observación directa de las fibras nerviosas del kiasma, convenientemente coloreadas (procedimiento de Weigert-Pal) en los preparados normales. Contra todo lo presumible, dichos sabios, apoyándose en el estudio de cortes rigurosamente seriados de la retina de los mamíferos y hombre, han creído poder negar la existencia del haz óptico directo ú homolateral: las fibras llegadas de la retina y constitutivas del kiasma representarían, pues, salvo la comisura de Gudden, fibras ópticas cruzadas, manteniéndose, por tanto, en el hombre, perro y gato la disposición kiasmática de los mamíferos y vertebrados inferiores (roedores, aves, reptiles, batracios y peces). Si el método de Marchi ó la observación anatomo-patológica probaran la existencia de fibras directas, éstas alcanzarían, según Kölliker, una proporción tan exígua por comparación con las decusadas, que sería imposible atribuirles papel alguno importante en la visión binocular.

En fin, la hemianopsia, y en general todas aquellas perturbaciones ópticas centrales que parecían implicar la existencia de un haz directo, tendrían su explicación en disposiciones ultra-kiasmáticas, acaso en desentrecruzamientos parciales en el cerebro ó focos ópticos primarios.

Contra una demostración anatómica directa y rigurosamente conducida no hay réplica posible. Falta saber, empero, si realmente demostración de tal índole ha sido dada. Además, si se recuerda que la existencia del haz óptico directo viene impuesta en el hombre y mamíferos superiores por el mecanismo de la visión binocular (sensación de relieve y campo visual común en ambos ojos); si se considera que las observaciones de Munk, confirmadas por Monakow y otros, prueban que cada lóbulo occipital del cerebro se relaciona con ambas retinas (la región visual derecha con las partes derechas de ambas retinas y la izquierda con las izquierdas); si se medita sobre lo contrario que resulta á ese espíritu de pulcra y minuciosa economía reinante en las construcciones orgánicas establecer una decusación total para luego deshacerla en parte; si, en fin, se tiene en cuenta que el método de Marchi permite reconocer, de un modo constante, no sólo en los mamíferos de campo visual común, sino hasta en los roedores, cuyos ojos dan imágenes sólo parcialmente superponibles, fibras ópticas directas, etc. (3), es preciso confesar que las con-

(1) *Michel: Lehrbuch d. Augenheilkunde.* 2 Aufl. 1890.— Véase también *Arch. f. Ophthol.* Bd. XXX Abtheil, II. 1873.

(2) *Kölliker:* Handbuch der Gewebelehre des Menschen 1896, Bd. II, pág. 563 y siguientes.

(3) Nosotros también habíamos demostrado, con el método de Marchi, que la

clusiones á que han llegado Michel y Kölliker causan verdadera extrañeza en el ánimo, y obligan á pensar que estos sabios, á despecho de las precauciones tomadas, han caído en algún error no previsto, ya de método, ya de observación. Esta misma extrañeza ha sido recientemente sentida por Bechterew (1), quien apelando al método de Marchi, y trabajando en el perro, ha ratificado la opinión corriente acerca de la doble vía del kiasma óptico, así como por Cramer (2), quien ha demostrado también en el hombre por el método de las atrofias y la coloración de Weigert-Pal, la existencia de un grueso haz directo poco menos robusto que el cruzado y terminado en determinadas regiones de los centros ópticos primarios.

La discusión podría, empero, continuar mientras no se pruebe de manera absoluta y mediante la observación directa la verdadera disposición de las fibras del kiasma. El método de Michel y Kölliker, dista mucho de ser tan seguro para el caso actual como estos sabios imaginan. En efecto, el examen de cortes finos y seriados coloreados por el método de Weigert, por la inevitable mutilación de las fibras aneja á toda sección fina transparente, no permite la persecución de los conductores en la totalidad de su curso, particularmente si, como positivamente ocurre en el kiasma, los tubos ópticos siguen gran variedad de itinerarios y trazan muchas revueltas. Nosotros creemos que la cuestión de la existencia de vías directas, así como la relativa á la individualidad de las mismas en su cruce por el kiasma, recibirá solamente una solución definitiva, recurriendo á los métodos de Ehrlich y de Golgi, los cuales poseen en este caso particular la doble ventaja de hacer posible la observación de cortes espesos, donde cada tubo puede perseguirse en grandísima extensión y la de colorear correctamente las divisiones del axon. Y aunque la existencia de bifurcaciones intrakiasmáticas de las fibras ópticas sea poco probable, dada la función esencialmente analítica del órgano visual, no cabe excluirlas sin pruebas categóricas ; cuanto más que de la retina proceden unas fibras, las *pupilares*, cuya excitación monocular provoca, como es

extirpación de un ojo suscita degeneración parcial en el tracto y cuerpo geniculado externo del lado de la lesión. Estos experimentos fueron hechos en la rata y conejo de Indias, animales considerados generalmente como de cruzamiento total. Véase: Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo. — VII. Terminación central del nervio óptico *Anales de la Sociedad española de Historia natural*, 2.ª Serie. Tomo III, 1894.

(1) *Bechterew*: Die partielle Kreuzung der Sehnerven in dem Chiasma hoheren Saugethiere. Neurol. Centralbl. n° 5, 1898.

(2) *A. Cramer:* Beitrag zur Kenntnis der Optikuskreuzung im Chiasma und des Verhaltens der optichen Centren bei einseltiger Bulbusatrophie. *Anatom. Heften herausg. von Fr. Merkel u. R. Bonnet.* Wiesbaden, 1898.

sabido, reacciones bilaterales concordantes, y cuyo oficio reflejo-motor no envuelve necesariamente, como en los conductores ópticos destinados á proyectar la imagen visual en el cerebro, una perfecta individualización de su trayecto y terminaciones.

Las precedentes dudas han motivado nuestra intervención en el asunto, así como la elección de los métodos de Golgi y Ehrlich como instrumentos analíticos preferentes. Otro motivo, empero, nos ha llevado también al tema. Habiendo meditado más de una vez sobre las causas de los entrecruzamientos de las vías nerviosas, hemos acabado por imaginar que todas ó casi todas las decusaciones totales ó preferentes representan meras acomodaciones á ese entrecruzamiento originario, verdaderamente fundamental, ofrecido por los nervios ópticos de los vertebrados inferiores. Mas para dar base sólida á nuestra teoría, era preciso estudiar á fondo la decusación óptica en las distintas clases de vertebrados, á fin de cerciorarse de su verdadero carácter, es decir, si es total ó parcial, y de si en el kiasma existen bifurcaciones ó colaterales que impliquen la conexión de cada retina, y por consiguiente de cada imagen, con ambos centros ópticos.

He aquí sumariamente presentados los resultados conseguidos en el kiasma de diversos vertebrados :

Peces. — Nuestras observaciones, efectuadas con el azul de metileno, han recaído en los teleósteos (*cyprinus carpio*, *barbus fluviatilis*, *salmo fario*, *etc.*), y los resultados confirman plenamente la opinión clásica acerca del cruzamiento total. En los teleósteos, el cruce se verifica en ángulo agudo á cierta distancia de los lóbulos ópticos, y al nivel del kiasma, cada nervio mantiene su individualidad. Vénse claramente las estrangulaciones de las fibras nerviosas, pero faltan las divisiones. Repáranse, bajo el punto de vista del diámetro, fibras finas extraordinariamente numerosas, nacidas verosímilmente de los corpúsculos ganglionicos finos de la retina, y tubos gruesos poco abundantes continuados quizás con neuronas retinianas gigantes. Al nivel de cada estrangulación, el axon ofrece, por lo común, un gran espesamiento coloreable en azul intenso.

Batracios. — Nuestras observaciones han recaído en la *rana esculenta* y *el bufo vulgaris*, habiendo esclusivamente trabajado con el método de Ehrlich. El azul de metileno impregna muy bien el kiasma, los nervios y cintas ópticas de estos animales á condición de prolongar la acción del aire de dos á dos horas y media. El axon de los tubos nerviosos exhibe color azul que se exagera notablemente al nivel de las estrangulaciones (fig. 1).

El entrecruzamiento de los nervios ópticos es total, cabiendo seguir

muy fácilmente las fibras en todo su itinerario, es decir, desde su nervio óptico á la cinta del opuesto lado. Ningún tubo junta ambas retinas; tampoco es posible seguir ninguna fibra directa ni sorprender la menor señal de bifurcaciones en el kiasma.

El cruce del nervio óptico se verifica en ángulo obtuso; es decir, que llegan casi transversalmente á la línea media, donde originan un kiasma arciforme prolongado, en el cual cada nervio se traduce por ligero relieve. Sin embargo, al nivel del cruzamiento, no hay mera yuxtaposi-

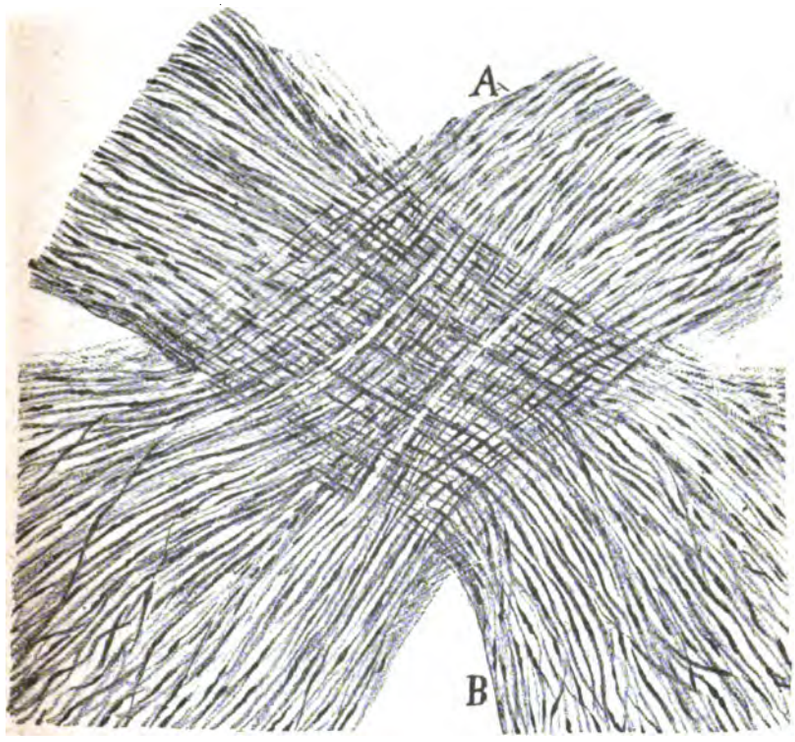


Fig. 1.—Kiasma óptico de la rana coloreado por el método de Ehrlich.—A, nervio óptico; B, cinta óptica. Las estrangulaciones aparecen intensamente coloreadas.

ción de nervios como en los teleósteos, sino decusación sucesiva de hacecillos, de tal modo que por las junturas interfasciculares de un nervio se insinúan los manojos del opuesto, disposición por otra parte bien conocida de los anatómicos y que vemos claramente representada en el libro de Anatomía comparada de Wiedershein (1). Por lo demás, la aber-

(1) *R. Wiedersheim*: Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 4. Aufl. Jena, 1898.

tura del ángulo de cruzamiento está regulada por la separación de los globos oculares y la distancia de éstos á los lóbulos ópticos. Y tanto este ángulo como la disposición susodicha de los cruces intersticiales ó por fascículos separados, obedece á una ley utilitaria: á la economía de protoplasma conductor.

En general, consérvase en la cinta óptica la posición de las fibras de cada nervio. Así, las situadas en la parte interna de éste ocupan en el kiasma un plano relativamente anterior y se continúan con las del borde anterior del tractus; y las fibras externas del óptico van á parar á la parte posterior de la cinta óptica. Algunos fascículos, sin embargo, parecen cambiar algo de posición al cruzar el kiasma; mas creemos que á pesar de esto no se altera substancialmente la distribución de los tubos en la corteza del lóbulo óptico, en donde existe verosímilmente una verdadera proyección de la superficie retiniana.

Examinados con objetivos apocromáticos los tubos nerviosos del kiasma, cintas y nervios ópticos, revelan estrangulaciones que discrepan de las de los nervios comunes por hallarse más próximas entre sí y no presentar aparentemente en torno disco de soldadura. Existe, sin embargo, como en todas las fibras nerviosas de los centros un forro prolongado de cemento, representante del citado disco y á cuyo nivel el axon aparece fuertemente estrangulado. Por lo demás, la disposición de la estrangulación del axon varía algo en los diversos tubos del kiasma; en los gruesos, la estrangulación es breve y exagerada con relación al diámetro del axon en las partes inmediatas; en los más finos, la estrangulación en vez de mostrar ensanchamiento revela, á menudo, un engrosamiento fusiforme intensamente coloreado de azul; en fin, estas formas varían aún según sea la fase de coloración durante la cual se ha operado la fijación con el picrato ó molibdato amónico, no siendo raro ver totalmente incolora la región central de la estrangulación del axon. El espacio entre dos estrangulaciones, es tanto mayor cuanto más robustas son las fibras meduladas, lo que confirma también para los tubos de las vías ópticas la ley establecida por Ranvier para los nervios propiamente dichos. Semejante disposición ha sido asimismo confirmada por nosotros en los tubos del cerebro y médula de los mamíferos (1).

Reptiles. — Nuestras observaciones de las preparaciones de Ehrlich efectuadas en la *lacerta agilis*, *lacerta viridis* y culebra, confirman plenamente la descripción que acabamos de dar del kiasma de la rana. También el cruce es total y tampoco puede sorprenderse ninguna bifurcación.

(1) *Cajal*: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Revista trimestral micrográfica*. Tomo I. 1896.

Los nervios ópticos llegan al kiasma en ángulo más ó menos agudo y se cruzan descomponiéndose en hacecillos separados.

A cierta distancia del entrecruzamiento, las cintas ópticas exhiben gran número de bifurcaciones y colaterales; estas divisiones corresponden á la región del cuerpo geniculado, donde, por lo demás, mi hermano y Edinger, apoyándose en preparaciones del método de Golgi, las han descrito minuciosamente en diversos vertebrados.

Aves. — Han sido objeto de nuestro examen el pollo, la paloma, la perdiz y la golondrina. Los tubos nerviosos son mucho más numerosos que en los reptiles, y se advierte que alcanzan tanta más finura cuanto menor es la talla del animal. Así, por ejemplo : la mayor parte de los tubos de la golondrina poseen un diámetro menor en más de una tercera parte que los del pollo. Esto tiene cierto interés, pues nos enseña que la acuidad visual y diferencial pueden ser iguales ó casi iguales en retinas de muy diversa extensión.

El nervio óptico aparece segmentado en haces que se encuentran en ángulo recto ú obtuso para formar el kiasma, entretegiéndose unos con otros, es decir, pasando los de un lado por las junturas de los del opuesto. Al entrar en el lóbulo óptico, las fibras de la cinta divergen formando abanico ; su individualidad es conservada hasta el cuerpo geniculado talámico, en donde según mostramos nosotros y mi hermano, suministran colaterales. Tales ramas aparecen bien coloreadas en los preparados del azul de metileno.

En las aves que hemos examinado no parece existir vía directa ni bifurcaciones, ni comisura inter-retiniana. De existir esta última, se apreciaría muy bien porque aparecería suavizado el ángulo agudo formado por el borde anterior del kiasma. Como en los reptiles, batracios y peces el azul muestra también fibras finas, medianas y gruesas.

En algunas preparaciones, la parte anterior del kiasma presentaba, enclavadas entre haces superficiales, corpúsculos nerviosos prolongados, fusiformes, provistos de largas dendritas bifurcadas y varicosas. En un sólo corte contamos cinco células de esta especie. No habiendo podido seguir suficientemente el axon, nos vemos en la imposibilidad de emitir un juicio sobre la significación de tales corpúsculos, los cuales hemos hallado también repetidas veces en el conejo y gato. Por su semejanza, empero, con los del *tuber cinereum*, nos inclinamos á pensar que representan células dislocadas de este órgano ó de la región llamada raíz gris de los nervios ópticos, región cuya estructura nos parece idéntica á la del *tuber cinereum*.

Mamíferos. — Nuestras pesquisas han recaído en el ratón, conejo y gato. En el ratón y el conejo hemos aplicado con fruto el método de

Ehrlich ; en el gato hemos trabajado además con el de Golgi, sirviéndonos al efecto de animales recién nacidos ó de pocos días. La reacción negra se logra con seguridad en las fibras nerviosas, á condición de que la mielina no haya aparecido aún; pero en cuanto ésta se forma (dos ó tres días antes de que el animal abra los ojos), el cromato de plata se deposita solamente en los corpúsculos neuróglicos. Mas como la aparición de la mielina no se efectúa simultáneamente en todas las fibras, aun en kiasmas que parecen del todo medulados (gatos de quince días), el cromato argéntico colorea algunos tubos delgados.

El conejo de un mes, así como el ratón adulto, préstanse muy bien para la coloración con el azul de metileno. Los nervios ópticos son delgados, casi paralelos y se hallan sumamente próximos, entrando en el kiasma en ángulo muy agudo. Los tubos nerviosos son finísimos en el ratón, más gruesos en el conejo y todavía más robustos en el gato, en donde los axones poseen doble diámetro, por lo menos, que en el primero. La mayor parte de las fibras afectan el mismo calibre; sólo acá y allá se descubren algunos tubos gruesos separados por gran número de otros de mediano calibre. En las preparaciones de Ehrlich, las estrangulaciones de las fibras se presentan con gran corrección, apareciendo teñidos de azul intenso los espesamientos bicónicos de Ranvier y hasta los discos ó forros de cemento, disposiciones enteramente idénticas á las mostradas por los tubos nerviosos del cerebro y médula.

Fibras cruzadas del kiasma. — En el ratón y conejo, la inmensa mayoría de las fibras coloreables con el azul de metileno es cruzada; es más, ni por este reactivo ni por el cromato de plata hemos logrado sorprender una fibra directa ú homolateral. Pueden, sin embargo, existir ,como veremos más adelante, algunas pocas fibras de esta clase.

El curso de las fibras cruzadas dentro de la cinta y nervios ópticos es paralelo; pero á medida que se aproximan al kiasma, su itinerario sufre grandes variantes. La mayor parte, como Michel, Kölliker y Cramer mencionan, siguen dentro del kiasma un camino curvilíneo, trazando eses más ó menos complicadas. En el gato, y seguramente también en el hombre, la S formada por los tubos de cada nervio óptico exhibe una convexidad muy acentuada, que penetra en el arranque del nervio compañero, disposición apreciable, tanto en las preparaciones del cromato de plata, como en las logradas por el método de Marchi, y característica solamente de las fibras internas de cada nervio óptico; las fibras medias y externas forman curvas mucho menos acentuadas, y aun pueden cortarse casi en línea recta con las llegadas del otro lado (fig. 4 y 5).

Por lo demás, la citada disposición en lazos entrecruzados, sólo se presenta claramente en los kiasmas largos, como, por ejemplo, en el del

gato y perro (fig. 4); en los kiasmas transversalmente abreviados, como el del conejo, las fibras entrecruzadas trazan una sola curva de concavidad antero- interna para ingresar en la cinta del lado opuesto (fig. 3).

Una vez cruzado el kiasma, las fibras decusadas constituyen en el ratón, rata y conejo toda la cinta óptica del opuesto lado, circunstancia perfectamente visible en la fig. 3, donde reproducimos el kiasma del conejo, coloreado por el método de Marchi (extirpación de un ojo). En el gato, este mismo método revela que las fibras cruzadas ocupan también toda la cinta óptica contralateral, mas su distribución no es homogénea. En general, cabe decir que el contingente de fibras cruzadas dismi-

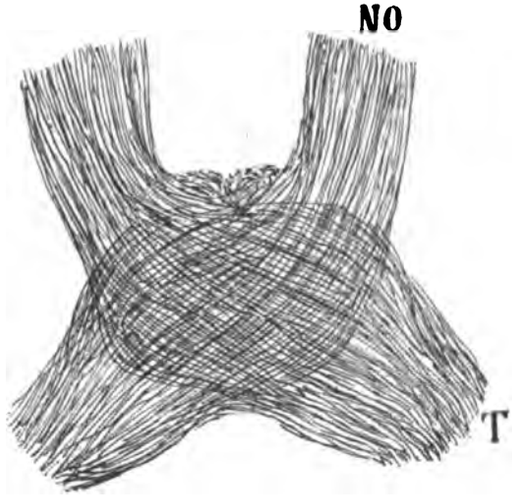


Fig. 2. — Kiasma de ratón visto por su cara inferior. Coloración por el método de Ehrlich. — NO, nervio óptico ; T, tractus óptico.

nuye algo en la porción externa de la cinta contralateral, para dejar espacio á las fibras homolaterales, un poco más concentradas en este paraje que en el resto.

Fibras directas ú homolaterales. — En los roedores no son, acaso por su escasísimo número, comprobables ni por el método de Ehrlich, ni por el de Golgi ; pero en cambio, las pone en evidencia el de Marchi. Ya Singer y Müuzer notó, tras la extirpación de un ojo en el conejo, rastros degenerativos en la cinta óptica homolateral. Este hecho fue comprobado también por nosotros en el conejo de Indias y rata; recientemente, hémoslo confirmado también en el conejo (fig. 3, *D*). En este animal, como en los anteriormente citados, los rastros grasientos correspondientes á los tubos directos, no ocupan una región determinada de la cinta, sino que

se extienden á la totalidad de la misma, observándose que llegan tanto del plano externo como del medio, y aun del interno del nervio óptico.

Las gotas grasientas de las fibras homolaterales, pueden seguirse en el conejo, rata y conejillo de Indias, hasta el cuerpo geniculado externo y pulvinar, arborizándose verosímilmente en toda la extensión de estos focos, como lo indica la existencia de rastros negros en el área entera de distribución de las fibras ópticas. En cambio, faltan ó son rarísimas en el tubérculo cuadrigémino anterior. En el hombre, si hemos de dar fe á

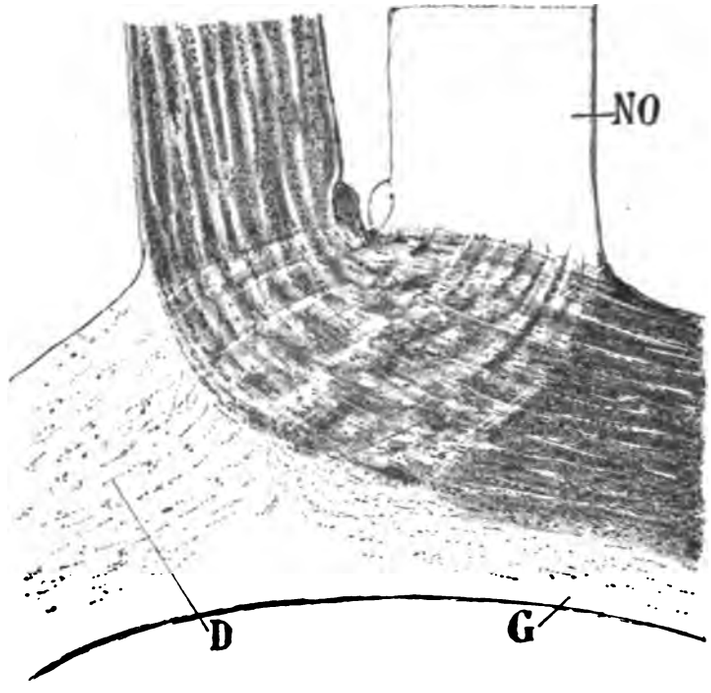


Fig. 3. — Pedazo de kiasma óptico del conejo. Coloración por el método de Marchi, después de extirpado un ojo. — NO, nervio óptico sano ; D, fibras homolaterales degeneradas ; G, comisura de Gudden con pocas fibras ópticas degeneradas. (Lo degenerado está señalado por granos negros).

las recientes conclusiones adoptadas por Cramer, cada nervio óptico se conexionaría con ambos tubérculos cuadrigéminos anteriores (capa zonal y substancia gris superficial), con el contralateral por el manojo cruzado que es el más robusto, y con el homolateral con el directo.

En el gato, las fibras homolaterales son numerosísimas y facilísimamente demostrables, tanto con el método de Golgi como con el de Ehrlich. También el método de Marchi las pone en evidencia con entera claridad (fig. 4, *a*). Como muestra la fig. 5, rigurosamente copiada de

una buena preparación de gato de pocos días, el contingente de las fibras homolaterales llega casi á una tercera parte. Advirtamos que no puede caber discusión alguna sobre su realidad, porque en nuestros preparados del cromato de plata, pueden cómodamente seguirse desde el nervio óptico á la cinta inmediata y en una considerable extensión. Casi todas estas fibras directas marchan por el lado externo del nervo óptico, se amoldan á la curva externa del quiasma, cuyo contorno bordean é ingresan en la porción anterior de la cinta óptica. Algunas fibras directas, más internamente situadas, antes de dirigirse hacia afuera, suelen trazar una gran revuelta de concavidad externa, para ingresar en la cinta de su lado

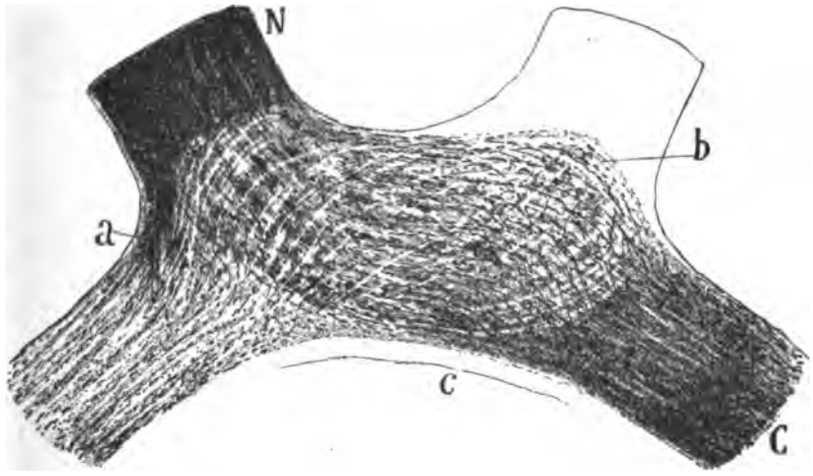


Fig. 4.—Kiasma del gato coloreado por el método de Marchi catorce días después de extirpado un ojo. Los rastros negros y partes obscuras señalan fibras nerviosas degeneradas. — N, nervio óptico degenerado ó correspondiente al ojo enucleado; C, cinta óptica del lado opuesto, á donde va el grueso de las fibras degeneradas (haz óptico cruzado); *a*, haz homolateral; *c*, comisura de Gudden.

por un plano bastante posterior. No pocas, en fin, describen complicadas circunflexiones antes de arribar á su paradero. Estas irregularidades del trayecto de las fibras directas, explican por qué Michel y Kölliker no han podido persuadirse de la existencia de las mismas (fig. 5, *c*).

Las fibras directas ocupan de preferencia el lado anterior y exterior del tractus; pero Cramer ha hecho notar que no faltan tampoco en el tercio medio y aun en el interno. Estas fibras más internas, se reconocen sobre todo en las preparaciones coloreadas por el método de Marchi (degeneración de la mielina, catorce ó veinte días después de extirpado un ojo), en las cuales se advierte que las gotas y rastros grasientos no faltan en ningún punto de la cinta. Comparando la posición de las fibras homo-

laterales en los diversos segmentos del tractus, se adquiere la convicción de que, cerca del kiasma, la mayor parte de estos tubos ocupa el tercio externo, diseminándose casi por igual en todo el espesor del tractus, conforme éste se aleja del kiasma (fig. 4). Estos preparados muestran, ade-

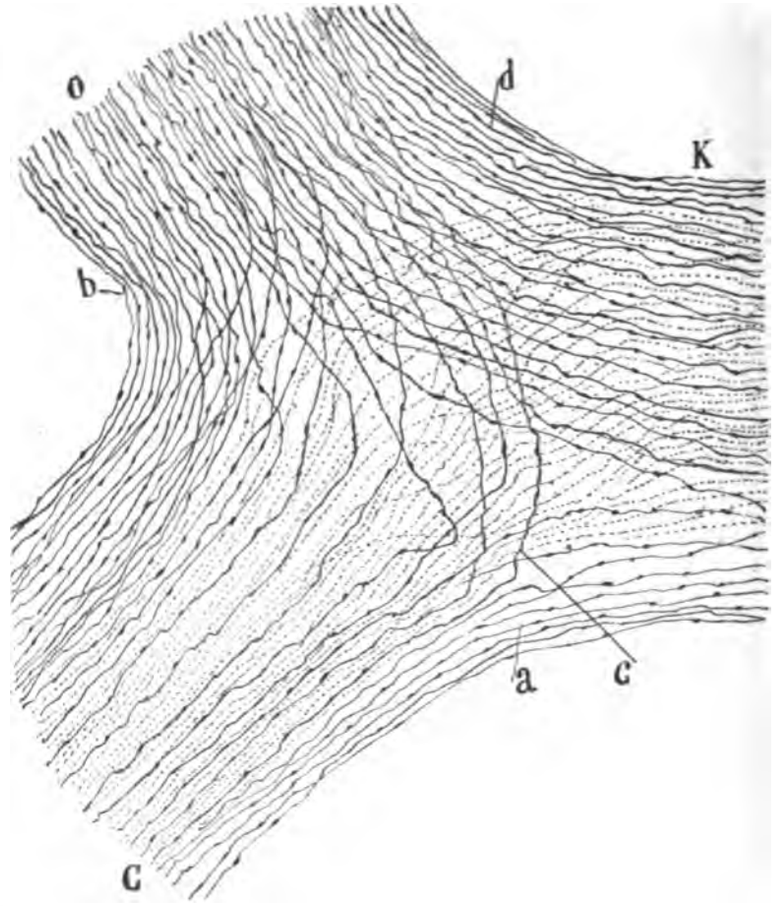


Fig. 5. — Trozo del kiasma óptico del gato de ocho días. Método de Golgi. — O, nervio óptico ; C, cinta óptica ; *d*, fibras ópticas cruzadas ; *b*, fibras homolaterales externas ; *c*, fibras homolaterales posteriores ; *a*, fibras de la comisura de Gudden ; K, porción anterior del kiasma.
Nota : Las líneas de puntos son fibras ópticas cruzadas del nervio óptico opuesto.

más, que las referidas fibras pueden llegar de todos los planos del nervio óptico de su lado, lo que supone, dicho sea de pasada, que ni aun en el nervio óptico existe un verdadero cordón homolateral separado del cru-

zado, sino una mezcla íntima de ambas especies de tubos, aunque dominen los directos en el lado externo y los cruzados en el interno. Así es que juzgamos muy verosímil, que tanto en la porción central de la cinta como en el cuerpo geniculado externo y pulvinar, corren próximos y acaso juntos los tubos directos y cruzados correspondientes á puntos idénticos de ambas retinas. Estas parejas de tubos ó conductores isodinámicos, se enlazarían en los centros ópticos primarios con células diversas, bien que vecinas.

Por lo demás, en nuestros preparados de Marchi, logrados en el gato, hemos confirmado también la terminación de ambos haces en el cuerpo geniculado externo, pulvinar y tubérculo cuadrigémino anterior, habiéndonos parecido que las fibras directas poseían la misma área de distribución que las cruzadas.

Bifurcaciones. — La inmensa mayoría de los tubos del fascículo directo y cruzado, mantiene perfectamente su individualidad á través del kiasma, y esto se observa tanto en las preparaciones del azul de metilo, como en las del cromato de plata. En el conejo, sin embargo, hemos logrado colorear constantemente, mediante el azul de metileno, un corto número de tubos bifurcados (4, 6 y hasta 8 divisiones por cada kiasma), número sumamente escaso, atendiendo á la cuantía de los tubos constitutivos del kiasma, pero que acaso no traduzca fielmente la proporción real de los mismos.

En efecto, debemos recordar que el azul de metileno sólo colorea bien las zonas más superficiales del kiasma, de suerte que la inmensa mayoría de los tubos centrales no aparece en las mejores preparaciones. Podrían, por consiguiente, existir bifurcaciones en las regiones profundas de éste y no colorearse á causa de la imposibilidad de la penetración del oxígeno.

En dos regiones del kiasma hemos reparado las divisiones. La mayor parte de ellas yace en la mitad anterior de éste y en fibras llegadas de la retina y no lejos de la entrada del nervio (fig. 6, *a*, *b*). La división se verifica al nivel de una estrangulación y origina dos tubos iguales, uno de los cuales marcha hacia la cinta óptica de su lado, y el otro se dirige á la del opuesto.

Finalmente, un cortísimo número de tubos se divide cerca de su ingreso en la cinta óptica del lado contrario. Trátase, por tanto, de fibras cruzadas, cuyas dos ramas de bifurcación ocupan planos distintos de un mismo tractus. A pesar de nuestras tentativas de coloración, no hemos logrado confirmar tales divisiones en el gato, donde, por otra parte, el extraordinario número de tubos no bifurcados, y la dificultad de colorear las regiones profundas del kiasma por el azul de metileno, harían en todo caso difícil la demostración de las mismas.

La presencia de estos dichos bifurcados, cuyas ramas ingresan en ambas cintas ópticas, puede, desde luego, explicar por qué en el conejo la extirpación de un ojo provoca degeneraciones bilaterales. Sin embargo, dado el corto contingente de dichas fibras por comparación con las reveladas por el método de Marchi en la cinta óptica homolateral, nosotros nos inclinamos á pensar que, aun en el conejo, hay algunos tubos homolaterales ó directos no bifurcados.

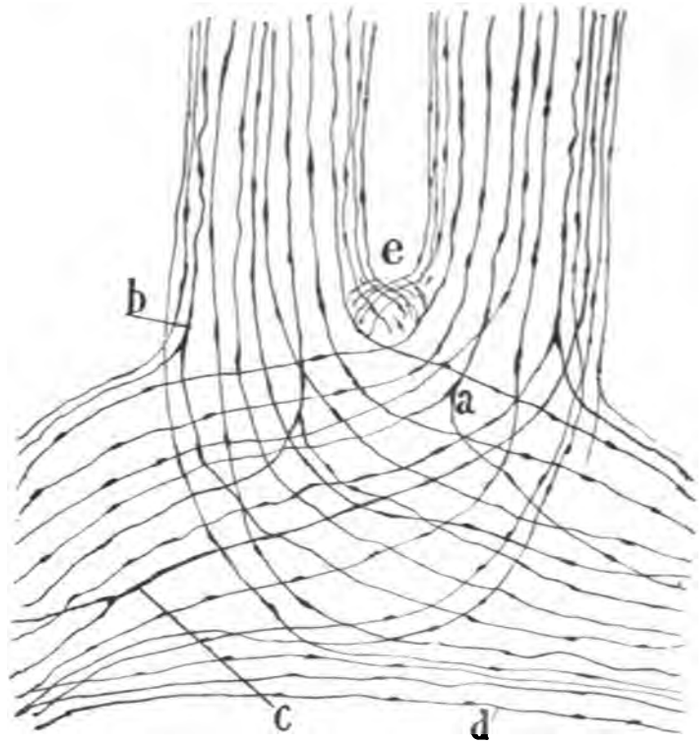


Fig. 6.—Esquema del kiasma de un conejo. Coloración con el método de Ehrlich. *ab*, fibras ópticas bifurcadas ; *c*, una fibra cuyas dos ramas de división iban á la cinta óptica del opuesto lado ; *d*, fibras de la comisura de Gudden ; *e*, fibras más internas de los nervios ópticos, que se cruzan marchando en sentido oblícuo y algo vertical, por lo cual aparecen cortadas de través. Como se ve, la inmensa mayoría de las fibras ópticas es cruzada ; las fibras homolaterales no aparecen claramente en las preparaciones del azul de metileno.

En nuestros experimentos de degeneraciones experimentales por el método de Marchi, así como en las mejores preparaciones efectuadas por el procedimiento de Ehrlich y Golgi, han faltado constantemente (gato, conejo, rata, ratón) las fibras que, según ciertos autores, abandonarían la cinta óptica para ingresar en la habenula, así como esas comisurales

inter-retinianas supuestas recientemente por Pagano (1) y Hellendal (2).

En resumen : en los roedores (rata, ratón y conejo), el haz cruzado parece casi exclusivo por su gran predominancia. Las fibras homolaterales y las bilaterales ó bifurcadas, constituyen una insignificante minoría.

Mas, en el gato, perro, mono y con mayor motivo en el hombre, la vía directa ú homolateral se exagera notablemente, llegando al tercio ó más de los tubos cruzados, con los que se mezclan íntimamente llegados que son todos á la porción terminal del tractus y centros ópticos primarios. Los asertos de Michel y Kölliker se fundan en apariencias erróneas, achacables á la improcedencia del método de los cortes finos seriados.

Neuroglia. — Tanto el kiasma como los nervios ópticos, poseen gran número de células neuróglicas, según demostró ya Petrone, que se sirvió del método de Golgi. Estas células son robustas, estrelladas y pertenecen al tipo de largas radiaciones.

Las del kiasma pueden distinguirse en superficiales y profundas : 1.ª Las *superficiales* son alargadas y presentan dos penachos de hebras, ascendente y descendente, de los cuales el primero se termina en la *pía* por un grupo de espesamientos cónicos, análogamente á lo que se observa con algunas células neuróglicas de la capa molecular del cerebro. En el borde anterior del kiasma, paraje que contiene un delgado revestimiento de substancia gris prolongada con el infundíbulo, es donde mejor aparecen estos corpúsculos de doble radiación. 2.ª Las *células profundas* del kiasma son francamente estrelladas y poseen largas y finas expansiones, que, entrecruzándose entre los tubos, forman un plexo tupido en el cual parecen dominar las hebras transversales, con relación á la orientación de las fibras nerviosas.

Estudiando fetos de ratón ó de gato, así como estos animales recién nacidos, se comprueba fácilmente que todas las referidas células neuróglicas provienen del epitelio del infundíbulo. Cuantas transiciones de forma y posición (dislocación progresivamente mayor hacia la periferia, alargamiento cada vez menor del cuerpo celular, etc.) entre el elemento epitelial y el corpúsculo neuróglico adulto se han descrito en el cerebro y cerebelo, muéstranse claramente en estas preparaciones ; lo que parece probar que el kiasma es una formación intracerebral, es decir, una mera dependencia histogénica del infundíbulo y suelo del ventrículo medio.

(1) *Pagano* : Sulle vie associative periferiche del nervo optico. *Rev. di pathol. nerv. e mentale.* Vol. II, fasc. 2, 1897.

(2) *Hellendal* : Ein Beitrag zur der Frage der Kreuzung der Sehenerven. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Abtheil.* H. V, u. XI, 1897.

CONSIDERACIONES GENERALES ACERCA DE LOS ENTRECRUZAMIENTOS SENSORIALES, SENSITIVOS Y MOTORES

Uno de los hechos más curiosos que nos enseña la Anatomía comparada de los centros nerviosos, es el entrecruzamiento de los conductores sensoriales y el de no pocas vías sensitivas y motrices.

Este entrecruzamiento es á menudo parcial, pero constantemente las vías centrales cruzadas son más importantes y robustas que las directas (vía piramidal, vías acústicas, vías ópticas, etc.). En fin, en los vertebrados inferiores (peces, reptiles, batracios y la mayor parte de las aves), y aun en los mamíferos de pequeña talla, ciertas vías sensoriales, la óptica, por ejemplo, aparecen totalmente entrecruzadas. Un examen comparativo de los centros nerviosos de los vertebrados enseña que, en las vías centrales, el entrecruzamiento total representa una fase histórica anterior á la decusación parcial, solamente aparecida en formas animales relativamente perfectas, y, además, que dicho cruzamiento total surge contemporáneamente á la creación de un encéfalo y consiguiente centralización de los impresiones sensoriales y de los impulsos motores.

En efecto ; en el amfioxus, en los vermes, en aquellos animales en que no existe suficiente centralización sensorial y la médula ó la cadena ganglionar que hace sus veces, se halla casi exclusivamente encargada de la recepción de los impulsos centrípetos, no existen vías centrales propiamente dichas, sino caminos intragangliónicos, reflejos directos y cruzados, dominando, por la mayor frecuencia de las reacciones motrices homolaterales, los primeros sobre los segundos. Recuérdese, en prueba de esto, la disposición de las vías interganglionares de los vermes, como ha sido presentada por Lenhossék y Retzius, y la organización de las células funiculares y comisurales de la médula espinal de los vertebrados, según resulta de nuestras investigaciones y las de Lenhossék, Kölliker, Retzius, van Gehuchten, etc.

¿A qué causa obedece el abandono del citado plan de conexiones al aparecer en la serie filogénica las vías centrales encefálicas? ¿Por qué, en éstas, al revés de lo que parece dictar el buen sentido, el camino preferente de las excitaciones motrices y sensoriales es cruzado? ¿Qué utilidad persigue el organismo al proceder de esta suerte? Cuestión es esta que ha debido suscitar la atención de los fisiólogos y aun de los filósofos sin que hasta hoy—que nosotros sepamos—haya recibido una solución satisfactoria. No se trata aquí de fijar las causas eficientes, los resortes íntimos de naturaleza físico-química productores de la susodicha disposición, sino de averiguar los beneficios que con ella reporta el organismo, el

motivo, en fin, por el cual la selección natural ú otras condiciones actualmente indeterminables, crearon, fijaron y robustecieron progresivamente las vías nerviosas oposito-laterales.

El predominio de las vías cruzadas es un hecho tanto más extraño, cuanto que, racionalmente juzgando y aunque no fuera sino por motivos económicos, la naturaleza debiera haber adoptado la disposición contraria. En efecto, toda excitación llegada de un punto de la piel ó de un órgano sensorial, debe poder suscitar reflejos coordinados y reacciones conscientes de carácter bilateral; pero en este conjunto sinérgico de acciones defensivas predominan siempre las encomendadas á la musculatura del lado por donde el estímulo asaltó las superficies sensoriales, á lo que debemos añadir todavía que, muy á menudo, la respuesta motriz es exclusivamente homolateral.

En medio de estas dudas, una cosa nos parece fuera de discusión : que la decusación fue primeramente creada en las vías sensoriales (decusación óptica, sensitiva, etc., totales en los vertebrados inferiores), de donde vino á resultar, como necesaria consecuencia, un entrecruzamiento de signo contrario de las vías motrices; porque es evidente que una vez planteado, en virtud de causas desconocidas, el predominio de los conductores centrípetos decusados hubo que establecer inmediatamente vías centrífugas de desentrecruzamiento, es decir, sistemas descendentes cruzados en sentido opuesto y destinados á llevar la reacción motriz voluntaria principal al lado por donde arribó la excitación.

Esta consideración limita singularmente el campo de nuestras especulaciones. En efecto, toda la dificultad del problema se cifra ahora en esclarecer el por qué utilitario de las decusaciones sensoriales, y particularmente del entrecruzamiento óptico que debió acaso preceder á los demás : dilucidado este punto, cuantas disposiciones ofrezcan las vías centrales de asociación y motrices, tendrán llana y eficaz explicación ; pues no representarán otra cosa que adaptaciones funcionales y acomodaciones económicas á los citados cruces sensoriales.

Examinemos, pues, sucesivamente las decusaciones sensoriales y principiemos por la vía óptica.

Vías ópticas de los vertebrados inferiores. — Hemos visto ya que los nervios ópticos de peces, batracios, reptiles y aves, se cruzan completamente ; por tanto, las imágenes formadas por el ojo derecho, se proyectarán en el lóbulo óptico izquierdo ú oposito-lateral. Que el lóbulo óptico es el lugar de la visión mental en los vertebrados inferiores, pruébalo, de una parte, el hecho de no producir ceguera la ablación de los hemisferios cerebrales; y de otra, la ausencia de vías ópticas centrales ó destinadas al cerebro anterior, según resulta de las indagaciones de Edin-

ger y de otros anatómicos. Las únicas vías brotadas de los lóbulos ópticos son descendentes y deben reputarse de naturaleza reflejo-motora (acomodación del cristalino, movimientos del ojo, del íris, de la cabeza y cuello, etc.).

Sólo en las aves, y quizá no en todas, comienza á formarse una vía óptica central, es decir, una tercera serie de neuronas destinadas á enlazar el lóbulo óptico con la corteza cerebral, en donde, conforme demuestran las observaciones fisiológicas de Munk, se proyectaría la imagen retiniana.

Mas, fuera de algunas aves, en todos los vertebrados inferiores la vía óptica consta solamente de dos neuronas (bipolar de la retina, y célula ganglionar engendradora de los nervios ópticos), la más interna de las cuales se termina en el lóbulo óptico, mediante arborizaciones libres en contacto con las expansiones protoplásmicas de las células de este centro; disposición descubierta primeramente por nosotros en las aves y confirmada por mi hermano en los peces, reptiles y batracios. En todos estos animales, la sensación visual debe tener por *substractum* el empalme nervioso-protoplásmico susodicho, ó sea el paraje en que la corriente centrípeta se convierte en centrífuga ó reflejo-motora.

Pero, ¿cuál es la forma de la imagen proyectada en el lóbulo óptico? Los esquemas siguientes presentan la proyección óptica central y justifican plenamente el entrecruzamiento del nervio óptico. Como es sabido, los ojos de los vertebrados inferiores no tienen campo visual común; cada uno da una imagen especial, no superponible, correspondiente á objetos que ocupan lugar diverso en el espacio. Esta forma la imagen que llamaremos *panorámica*, es comparable á la obtenida juntando en panorama dos fotografías de dos áreas contiguas de un paisaje que no tenga ningún objeto común. Los vertebrados inferiores ven, por consecuencia, sin relieve; pues no poseyendo campo visual común, falta en ellos la convergencia ocular y los puntos idénticos retinianos, condiciones indispensables de la visión estereoscópica; pero por compensación, perciben, sumando las imágenes de ambos ojos, un panorama extensísimo correspondiente á un ángulo enorme (que es la suma de los ángulos de abertura de los dos ojos), lo que permite al animal descubrir instantáneamente cualquier objeto de que deba recelar ó de que deba defenderse. Semejante disposición es tanto más preciosa, cuanto que por obediencia á los principios económicos de que tan celosa se muestra la naturaleza, á trueque de esta extremada extensión del campo visual, los movimientos de los ojos y cabeza de peces, batracios y reptiles son bastante limitados (1).

(1) Los fisiólogos y particularmente Wundt, han supuesto que los vertebrados que carecen de campo visual común, ven alternativamente con uno y otro ojo. En

El esquema 1.° muestra la forma y dirección de la imagen óptica mental, en el supuesto de que no hubiese cruzamiento de los nervios ópticos. La incongruencia de ambas imágenes salta á la vista: la proyectada por el ojo derecho, no conviene con la del izquierdo, y sería imposible que el animal pudiera sintetizar ambas imágenes en una representación continua. El horizonte se le presentaría como una vista panorámica formada con dos fotografías, una derecha y otra invertida lateralmente.

Examinemos ahora la imagen mental resultante del entrecruzamiento de los nervios ópticos, entrecruzamiento adoptado por la naturaleza en los ojos lenticulares. El esquema 2.° muestra con la mayor evidencia, que gracias á dicho cruce, ambas imágenes, derecha é izquierda, se corresponden componiendo un panorama continuo y desapareciendo la inversión lateral inevitable en el supuesto de no entrecruzamiento.

Los citados esquemas, así como los relativos á la localización de otras representaciones sensoriales en la corteza cerebral, de que más adelante hemos de hablar, permiten formular algunas proposiciones que deberemos tener presentes para la interpretación del fisiologismo del encéfalo:

1.ª En los vertebrados inferiores cada ojo, y aun pudiéramos decir cada sentido espacial, transmite al encéfalo las impresiones recogidas de los objetos de su lado, y en virtud de los cruzamientos, la corteza encefálica sensorial resulta compuesta de dos áreas: *derecha*, correspondien-

nuestro sentir, la visión es simultánea. Si no fuera así, la binocularidad sería totalmente supérflua; un sólo globo dotado de movimientos extensos ó alojado en una cabeza susceptible de amplios movimientos angulares, harían el mismo oficio que los dos. Por otra parte, nosotros nos hemos cerciorado, mediante experimentos fisiológicos en cuyo detalle no podemos entrar aquí, que el ratón, los pájaros y los reptiles ven con los dos ojos. Si la visión fuera alternativa, habría momentos en que un objeto llegado rápidamente por la derecha y súbitamente desaparecido, no provocaría reacciones en el animal, cuando es precisamente lo contrario lo que ocurre. Recuérdese también que nosotros mismos podemos realizar, bien que imperfectamente y de un modo confuso, la visión panorámica, es decir, la doble sensación visual simultánea, impidiendo la convergencia de los ejes oculares. En tales condiciones, sin embargo, no es dable, aunque tuviéramos facilidades para apartar los ojos de modo que sus ejes formasen un ángulo como el mostrado por los globos de los vertebrados inferiores, llegar á una perfecta visión panorámica, por impedírnoslo la presencia del fascículo directo y la consiguiente preexistencia de los puntos idénticos retinianos. A estas disposiciones preexistentes se debe la confusión de la imagen mental en los diplópicos, porque ambas copias de la realidad, aunque sean totalmente diferentes, no se proyectan en dos campos cerebrales separados, sino en el único existente, é incapaz de acrecentar su extensión. De todos modos, es indudable que, *en principio*, el hombre mismo es susceptible de ver á un tiempo dos imágenes diferentes; á lo que añadiremos que, según han probado los fisiólogos, la visión positivamente panorámica se mantiene todavía para ciertas regiones de la retina exentas de puntos idénticos y de fascículo directo.

te al espacio izquierdo, é *izquierda*, correspondiente al derecho. 2.ª La imagen mental es siempre única, y resulta de la yuxtaposición y continuación de dos proyecciones sensoriales; de suerte que el encéfalo viene á ser una retina central, suma de las dos retinas periféricas, pero repartida en dos áreas corticales simétricas y monolaterales. 3.ª El entrecruzamiento de los nervios ópticos fue motivado por la necesidad de rectificar la inversión lateral de ambas imágenes ópticas, inversión fatalmente impuesta por el modo funcional de las lentes. 4.ª No existe duplicidad funcional encefálica ó, en otros términos, los puntos simétricos de cada ló-

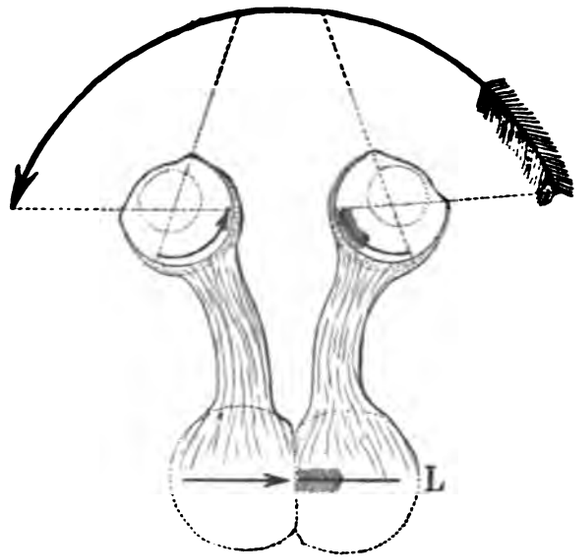


Fig. 7. — Esquema destinado á mostrar la incongruencia de la proyección mental de las imágenes de ambos ojos, en el supuesto de que no existiera entrecruzamiento de los nervios ópticos. — L, lóbulos ópticos.

bulo óptico ó de cada hemisferio, aunque encargados de la misma representación sensorial, carecen de igual significación, pues corresponden siempre á puntos distintos del espacio.

Las consideraciones precedentes acaso se apliquen también al funcionalismo del ganglio cerebroideo de los invertebrados, singularmente de los insectos, aracnidos y moluscos, animales provistos de ojos bien desarrollados; desgraciadamente, las observaciones positivas que poseemos sobre el trayecto de las fibras ópticas son harto insuficientes para fundar en ellas conclusiones fisiológicas positivas. El nervio óptico, es decir, la segunda neurona visual, hállase, según resulta de las investigaciones de Lenhossék en los cefalópodos, de Kenion en los insectos, de Navias en los

gasterópodos, etc., incluída en pleno cerebro, y su análisis detallado es dificilísimo, por lo cual es imposible saber si existe entrecruzamiento total, como en los vertebrados inferiores.

Empero, teniendo en cuenta la naturaleza de la visión en los inverte-

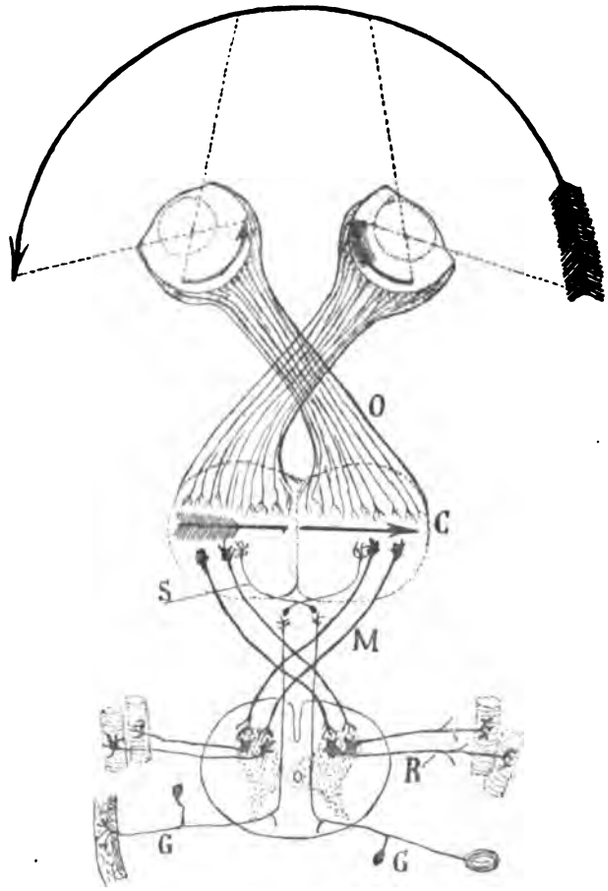


Fig. 8.— Esquema destinado á mostrar el efecto del entrecruzamiento total de los nervios ópticos en un vertebrado inferior (pez, anfibio, reptil, ave ó mamífero de visión panorámica). Obsérvase que, gracias á este cruzamiento, las dos imágenes mentales forman un todo continuo.—O, nervios ópticos cruzados; C, centros ópticos primarios y secundarios; M, vía motriz cruzada; S, vía sensitiva central cruzada; R, raíces motrices de la médula espinal; G, ganglios raquídeos y raíces sensitivas.

brados, y á la luz de los principios que dejamos formulados, resulta muy verosímil que en los animales provistos de ocelos, es decir, de ojos con cristalino é imagen invertida (moluscos, ciertos aracnidos) el nervio ópti-

co se entrecruce totalmente, y que no haya decusación en los animales de visión en mosaico, tales como los insectos y crustáceos. En efecto, sabido es que en estos animales los ojos son comparables, como ya señaló Müller y han confirmado Huxley, Lubbock, Plateau, Exner, etc., á un haz de tubos finos, cada uno de ellos apuntado á un lugar distinto del espacio. La imagen resultante es un mosaico de puntos claros y obscuros (comparable á un grabado fototipográfico en puntos) correspondientes, sin inversión vertical ni lateral, á áreas distintas del espacio. La imagen mental, suma de las dos impresiones visuales, será también panorámica, continua, y estará repartida en los lados del ganglio cerebroide correspondientes á los objetos exteriores. En condiciones tales, un cruce de los nervios ópticos sería altamente perjudicial, pues acarrearía una inversión lateral de las mitades de la representacion óptica central.

De donde se infiere que la decusación total óptica, no es una disposición contemporánea de la creación del ojo en la serie filogénica: esta decusación apareció con el ojo lenticular, y fue impuesta, como ya dijimos anteriormente, por la necesidad de corregir la inversión lateral producida en las dos mitades de la imagen mental de los vertebrados por el mecanismo funcional de la doble cámara obscura.

Vías ópticas e imagen óptica mental en los mamíferos. — El campo visual común resultante del paralelismo de los ejes oculares, es el rasgo característico de la visión de los mamíferos superiores (hombre, mono, perro, etc.).

El paralelismo de dichos ejes produjo como fenómeno anatómico concomitante el fascículo directo, el cual, como se sabe, se acentúa notablemente en el perro, gato y mono, y alcanza su máxima robustez en el hombre. Ya hemos visto anteriormente, en concordancia con las opiniones de Singer y Münzer, que en el ratón, rata, conejo de Indias y conejo común, la inmensa mayoría de las fibras ópticas se entrecruza, lo que armoniza bien con la ausencia de campo visual común, y, por consiguiente, de puntos idénticos en la retina de estos animales. Es muy probable que entre el hombre, cuya visión es de campo común y el conejo que la posee panorámica, existan transiciones: así nosotros juzgamos probable que el buey, el asno, la cabra y el caballo (1) gocen de un campo visual mixto; panorámico ó especial en casi toda la extensión de la retina, y solamente común, y, por tanto, con puntos idénticos, en el

(1) Recientemente, Dexler ha estudiado el kiasma del caballo, en el cual ha observado también la existencia de fibras cruzadas y directas. Estas últimas vendrían á ser solamente la octava parte de las decusadas. Véase Dexler: Untersuchungen über den Faserverlauf im Chiasma des Pferdes, &. *Arbeit. aus Prof. Obersteiner's, Laboratorium*, Wien. 1897

área más externa de ésta, ó sea en el paraje donde se proyecta la imagen de los objetos situados delante del plano medio. Aun en el hombre, queda un resto de visión panorámica.

Cuando la naturaleza renuncia á una ventaja tan positiva como la extensión considerable del campo visual, no será sin compensación valiosa, sin adoptar otros mecanismos que permitan mejorar todavía la calidad de la representación del mundo exterior. En efecto, mediante el paralelismo de los ejes oculares, los ojos funcionan como uno solo, puesto que copian simultáneamente el mismo objeto : pero esta reducción del campo visual va acompañada de un nuevo fenómeno, de la percepción de la profundidad ó tercera dimensión, percepción desconocida en los peldaños bajos de la animalidad y aun en la mayoría de los mamíferos. Además, por compensación de esta pérdida de ángulo, crece notablemente la movilidad de los ojos, de la cabeza y tronco.

Como es notorio, el curioso fenómeno estereoscópico bien conocido hoy en su mecanismo merced á los ingeniosos trabajos de Wheatstone y las indagaciones complementarias de Brewster, Brücke, Le Conte, etc., resulta de la proyección sucesiva (por convergencia de los ejes visuales), de los distintos planos de un objeto, en los puntos idénticos de ambas retinas. En la visión binocular simple, es decir, en la de objetos situados en el infinito ó en un mismo plano (dibujos, fotografías, etc.), el ojo, una vez realizada la convergencia, se mantiene en reposo ; pero cuando se trata de percibir el relieve de un objeto próximo, siendo desiguales las imágenes derecha é izquierda, no queda otro recurso, para llevar á sectores correspondientes de ambas retinas los distintos planos de ambas imágenes, que realizar movimientos alternativos de convergencia, tanto más acentuados, cuanto términos más próximos posea el objeto examinado.

En consecuencia, en la visión binocular estereoscópica hay un acto muscular cuyo esfuerzo, medido por el cerebro, provoca, según varios autores, el fenómeno subjetivo de la percepción del relieve (1).

No es nuestro ánimo estudiar aquí el mecanismo de la visión binocular y estereoscópica. Más adelante, haremos alguna indicación sobre este particular. Para nuestro propósito actual, basta con llamar la atención

(1) Recientemente, Hillebrand, Greef y otros, han tratado de quitar importancia á la conciencia del esfuerzo de la convergencia ocular para la percepción del relieve ; pero March, Javal y Bourdon, entienden que la convergencia es indispensable para esta percepción, y declaran que el grado de ésta da con cierta aproximación la distancia á que se halla el objeto, y, por consiguiente, la percepción de su profundidad en el espacio. Véase, sobre todo, Bourdon : Les resultats des travaux recents sur la perception de la profondeur. *L'Année psychologique*, 4° Année. París, 1898.

sobre el fenómeno interesante, ya notado por los sabios y singularmente por Edinger, de que en cuanto se establece el campo visual común, se crea, en virtud de una adaptación anatomo-fisiológica, el fascículo directo. Este fenómeno extraordinario de adaptación, es sin disputa una de las mayores dificultades que pueden oponerse á la doctrina corriente de la selección natural. En efecto, en armonía con los principios del darvinismo, habría que imaginar un mamífero de visión panorámica, el cual, en virtud de variación, hubiera logrado aumentar la movilidad de sus ojos hasta el punto de superponer una parte del campo visual; pero como semejante mutación, no acompañada de creación de fascículo directo, acarreó la diplopia, es decir, un grave defecto de la visión, no se concibe cómo la selección natural pudo fijar y acentuar progresivamente una disposición notoriamente perjudicial al animal en que se inició. Para que la selección pudiera obrar en este caso, fuera preciso suponer que, en cuanto apareció el campo común, se desentrecruzó inmediatamente una parte de las fibras ópticas cruzadas, precisamente las correspondientes á los sectores externos ó temporales de ambas retinas afectas á imágenes iguales, porque sólo á este título podría la mencionada alteración axial ser provechosa; pero hay que confesar que semejante adaptación anatómica instantánea, realizada sin gradaciones, es absolutamente incomprensible. La dificultad aumenta aún si consideramos que los puntos retinianos de imagen común, no sólo debieron provocar dicho desentrecruzamiento, sino el arribo de las fibras directas exactamente al mismo paraje de los ganglios ópticos (y por intermedio de nuevas neuronas al mismo punto del cerebro) donde se arborizan los tubos ópticos cruzados del lado opuesto, es decir, los encargados de representar en la corteza cerebral igual detalle de la imagen visual; y todo esto sin tanteos ni disposiciones intermediarias, dado que la citada disposición sólo puede ser útil en cuanto acabada en todas sus partes.

Mas, dejando por ahora este punto, examinemos la forma de la proyección visual en el cerebro.

En los mamíferos, las vías visuales poseen una neurona más; de los centros ópticos primarios, punto de terminación de los nervios ópticos (tubérculo cuadrigémino anterior, cuerpo geniculado externo y pulvinar), brota una nueva vía, exclusivamente directa, la cual, subiendo hasta el cerebro, acaba en la región occipital de éste. El empalme nervioso-protoplásmico terminal, aquél en que la corriente óptica centrípeta se convierte en centrífuga, y en donde verosímilmente surge la sensación, ha emigrado en los mamíferos, quedando el tubérculo cuadrigémino anterior ó lóbulo óptico reducido no más á la producción de los reflejos visuales.

El lugar y la forma de la imagen óptica mental, se conoce hoy bastante bien, gracias á las brillantes investigaciones de Munk (1), confirmadas en el terreno de la clínica y de la experimentación en los animales, por Steiner (2), Monakow (3), Henschen (4), Sachs (5), Gillet y Vialet (6) y otros. Estos sabios han puesto fuera de duda que en el hombre, la visión mental tiene por área cortical una zona más ó menos extensa de la cara interna del lóbulo occipital, es decir, la fisura calcarina, cuña é inmediaciones, regiones en donde existe una verdadera proyección de la retina. Según Munk, Herschen y Vialet, cada cuadrante de retina, así como la mácula, están representados por áreas diversas de la citada región cortical.

Pero el hecho más importante descubierto por Munk, es que cada hemisferio en su corteza visual, se relaciona exclusivamente con las áreas homólogas de ambas retinas, es decir, que el cerebro derecho recibe las fibras ópticas, y por ende, la imagen de las mitades derechas de las dos retinas; mientras que el izquierdo se conexiona con las fibras de las mitades izquierdas, y recibe, por tanto, la proyección de la mitad de imagen correspondiente. Que esta conexión es positiva, lo persuaden también los clínicos, descubriendo en los casos de hemianopsia homónima (ceguera de las dos mitades derechas ó izquierdas de las retinas), una lesión monolateral de la región visual de la corteza ó de las vías ópticas inferiores de igual lado. El esquema de la fig. 9 muestra, en consonaccia con estos datos, la forma de la proyección visual en el cerebro. La imagen está invertida lateralmente con relación al objeto; pero cada mitad de la misma, proyectada en un hemisferio, forma un todo continuo, como ocurre también en los vertebrados inferiores (7).

(1) *Munk*: Sehsphaere und Augenbewegungen. *Sitzungsber. d. Kön. preuss. Akad. der Wiss.* zu Berlin, 1890.

— Sehsphäre und Raumvor stellungen, 1891.

(2) *Steiner*: Sinnessphaeren und Bewegungen. *Pluger's Arch. f. Physiol.*, Berlin, 1891.

(3) *Monakow*: Exper. u. pathol. anat. Unters. uber die optischen Centren und Bahnen nebst klinischen Beitragen zur corticalen Hemianopsie und Alexie. *Arch. f. Psych.* Bd 24, 1892.

(4) *Henschen*: Klinische und anatomische Beitrage zur Pathologie des Gehirns Upsala. Bd. I, 1890; Bd. II, 1892; Bd. III, 1894.

— Sur les centres optiques cérébraux. *Congrès intern. de Rome* (2 Avril, 1894).

(5) *Sachs*: Das Hemisphärenmark des menschlichen Grosshirns. I. Das Hinterhauptslappen. Leipzig, 1892.

(6) *Gillet et Vialet*: Les centres cerebraux de la vision et l'appareil nerveux visuel intracérébral. Paris, 1893.

(7) El citado esquema muestra para mayor claridad la imagen recta, y como si fuera contemplada desde arriba. Pero es claro que, hallándose plegada la corteza

La duplicidad de la sensación, que parecía inevitable *a priori*, dado el campo visual común, ha sido ingeniosamente eludida, gracias á la concurrencia, en el mismo grupo de pirámides cerebrales, de aquellas fibras ópticas homolaterales y oposito-laterales correspondientes á los puntos comunes de ambas retinas, y portadoras, por tanto, del mismo detalle de la imagen.

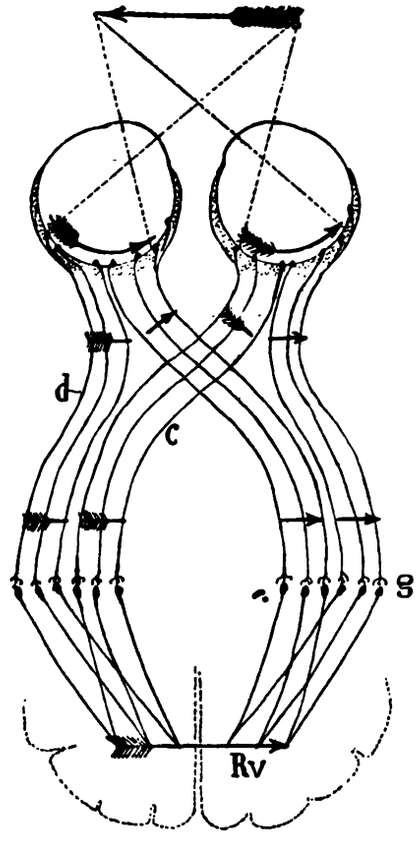


Fig. 9. — Esquema destinado á mostrar, en el hombre y mamíferos de campo visual común, la imagen mental formada por síntesis de las dos representaciones del objeto acarreadas por ambos nervios ópticos. — *d*, fascículo óptico homolateral; *c*, fascículo cruzado; *g*, ganglio geniculado externo y pulvinar; *Rv*, región visual del cerebro, con la forma de la proyección mental.

Por tanto, la aparición del haz directo no supone abandono de los beneficios del entrecruzamiento; estos subsisten, porque, decusada la vía óptica principal, siempre resulta que la imagen proyectada en el cerebro derecho se continúa con la dibujada en el izquierdo. Además, repartida la representación en dos cerebros (el izquierdo donde se proyectan los objetos situados á nuestra derecha, y el derecho, donde se pintan los de la izquierda), el entrecruzamiento de la vía motriz gris y dividida, además, la región visual por la cisura inter-hemisférica, la verdadera proyección de la imagen mental debe ser más complicada, presentando tantas inflexiones como curvas exhiben las circunvoluciones de la citada región. Para los efectos de la visión correcta y de la proyección fiel de la imagen en el espacio, importan poco estas irregularidades y faltas de continuidad, pues lo que da la forma de dicha proyección ó exteriorización de la impresión visual, no es la figura del campo cerebral, sino la de la capa de los bastones y conos de la retina. Creemos, sin embargo, que en la imagen mental se hallan representados todos los puntos del objeto en el mismo orden con que se dibujan en la retina, pudiendo la pantalla cerebral, desde este punto de vista, compararse con una fotografía bien impresa, pero cuyo soporte (papel, película) hubiera sido arrugado.

principal voluntaria es también indispensable, porque en el hombre como en los vertebrados de visión panorámica, era forzoso asimismo desentrecruzar la excitación sensorial con el fin de responder de preferencia con el aparato muscular correspondiente al lado de los objetos.

Nada mejor puede hacerse para darse cuenta de la utilidad de una disposición anatómica, que imaginar en su lugar otras distintas. Supongamos, por ejemplo, que el nervio óptico del hombre estuviera totalmente cruzado y que faltara todo desentrecruzamiento parcial, tanto en los centros ópticos primarios, como en los cerebrales ; el resultado obligado sería, de un lado, la diplopia, es decir, la producción de dos imágenes iguales, cada una de ellas proyectada por entero en un hemisferio, y de otro, la ausencia de percepción del relieve por imposibilidad de fundir en una ambas proyecciones retinianas.

Imaginemos que los nervios ópticos carecen de vías cruzadas y que el carácter homolateral se mantiene hasta el cerebro ; la consecuencia natural sería también la diplopia, es decir, la formación de dos imágenes mentales de igual sentido situadas cada una en un hemisferio sin que la duplicación de la imagen trajera ninguna compensación y sí sólo graves inconvenientes.

Imaginemos todavía que los haces ópticos directos no van en el cerebro á los puntos mismos donde terminan las fibras cruzadas portadoras del mismo detalle de imagen ; el efecto necesario sería también la duplicación de la sensación á la manera que ocurre cuando, por desviación artificial de los ejes oculares é impedimento de la convergencia, la imagen no se proyecta en los puntos idénticos de ambas retinas.

En fin, supongamos (fig. 10) que el haz directo es pequeñísimo por comparación con el decusado, disposición que implicaría, según dejamos dicho anteriormente, cierta oblicuidad de los ejes visuales y la existencia de un pequeño campo común en ambas retinas. En tal caso la sensación de relieve y, por consiguiente, la fusión de la doble imagen, sólo se efectuaría en una parte de aquellas, es decir, en la pequeña porción correspondiente á los objetos situados delante del plano medio del animal ; el resto de la proyección mental formaría imagen simple panorámica y en un todo semejante á la ofrecida por los vertebrados inferiores. Este último supuesto no es una mera hipótesis, sino un hecho positivo, fácilmente confirmable en muchos mamíferos (caballo, toro, cabra, asno, etcétera), en los cuales la visión podría llamarse mixta puesto que es panorámica para la mayor parte del campo visual, y estereoscópica para una pequeña área del mismo.

Aun en el hombre, las partes periféricas de la retina, particularmente por el lado interno, carecen de puntos idénticos, lo que da cuenta no

sólo de la ausencia de relieve en los objetos cuya imagen se dibuja en dichas zonas, sino de la predominancia del fascículo cruzado.

De todo lo expuesto, se infiere que la naturaleza, al disponer la proyección de la imagen visual, se ha preocupado ante todo de dos cosas: 1.ª De permanecer fiel al principio de simetría concéntrica, rector de la posición y conexiones de todos los focos nerviosos. Así, en la médula cada mitad vertical corresponde á una mitad vertical también de las superficies sensibles; lo que nada tiene de extraño recordando que, filogénica y ontogénicamente considerado, el eje cerebro-raquídeo no es más que una piel emigrada concentrada en angosto estuche. En este estuche, formado por replegamiento ectodérmico, la pared derecha surgió del ectodermo derecho y la izquierda del izquierdo. 2.ª El segundo principio á que la naturaleza ha obedecido, es *la unidad de sensación*; para crear la cual, ha formado el fascículo directo y ha convertido además una gran parte del cerebro en retina gigantesca partida en dos mitades, localizadas respectivamente en cada hemisferio, y representantes la una de los objetos vistos á nuestra derecha, y la otra, de los vistos á la izquierda

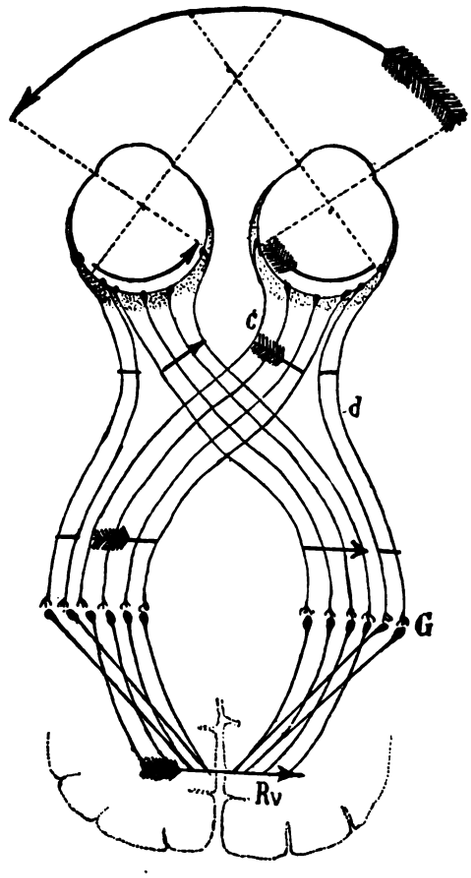


Fig. 10.—Esquema del kiasma, vías ópticas y proyección óptica en el cerebro de un mamífero de visión semi-panorámica. — *c*, haz óptico cruzado; *d*, haz óptico homolateral; G, centros ópticos primarios; *Rv*, región visual de la corteza con la proyección mental del objeto.

Una pregunta ocurre al observar la diferencia de extensión de las retinas central y periférica. ¿Por qué la región de la visión mental es más extensa que el área de la retina á cuya proyección corresponde?

En otro trabajo hemos hablado ya de esta singular disposición depen-

diente de lo que nosotros hemos llamado *avalancha de conducción* ó sea de la difusión progresiva ocurrida en la transmisión de la excitación visual, desde el ojo al cerebro. Ciertamente este progresivo aumento de células y conductores, explica suficientemente el hecho y lo explicaría mejor, si todas las fibras nerviosas se terminaran tanto en los centros ópticos primarios, como en los secundarios, en un sólo plano; pero en realidad, dicha terminación tiene origen en diversos estratos de substancia gris de dichos focos, con lo cual deben participar en la conducción células emplazadas en todo el espesor de los mismos. Esto da cuenta de esa reducción de capacidad que nos muestran el tubérculo cuadrigémino anterior y cuerpo geniculado externo por comparación con el área de las retinas; mas esta reducción va asociada á un aumento positivo de conductores, cada uno de los cuales se conexiona con un grupo considerable de pirámides cerebrales.

Reflexionando sobre la utilidad de este crecido número de conductores ofrecidos al paso del estímulo sensorial, no puede menos de atribuirse á la necesidad de facilitar las asociaciones, y acaso también al propósito de acrecer, con la participación de muchas neuronas, la intensidad de la corriente centrípeta.

La avalancha de conducción y la multiplicidad creciente de conexiones á que se asocia, puede acaso ayudar á la comprensión de un fenómeno poco esclarecido todavía: la propiedad que el cerebro tiene de fundir en la visión estereoscópica imágenes algo desiguales llegadas de puntos idénticos de ambas retinas.

Recuérdese que la doctrina corriente sobre los puntos idénticos, imaginada en vista de la visión binocular y estereoscópica, no satisface plenamente. Ya los autores han tratado de modificarla, sustituyendo el primitivo *punto idéntico de las dos retinas*, por los *círculos de concordancia* (Panum) ó por las *zonas correspondientes* (Wund), con cuyas designaciones se da á entender que, para que el cerebro funda dos imágenes en una, no es de rigor que las imágenes de los puntos similares del objeto se proyecten exactamente en el mismo cono ó bastón de las dos retinas, sino en un área más ó menos extensa, traspasada la cual toda síntesis es imposible. En virtud del hecho bien establecido de la avalancha de conducción, la impresión elemental recolectada por un cono ó grupo de conos despertará la actividad de una pléyade especial ó sistema funcional de pirámides de la región visual del cerebro *(grupos isodinámicos)*; mas como la arborización terminal de las fibras ópticas portadoras de las excitaciones de conos próximos se conexionarán en parte también con el citado grupo isodinámico de pirámides, resultará que éste recibirá á un tiempo dos excitaciones visuales: una principal, la recolectada por el cono ó conos de que es

representante, y otra accesoria, menos enérgica, la arribada de los conos vecinos. De esta suerte podrán fundirse en una resultante las ondas llegadas de puntos próximos; aunque no idénticos, de las dos retinas, y se producirá una sensación única.

En los esquemas adjuntos, nosotros hemos supuesto que la fusión de las dos imágenes se produce en el cerebro. Pero, ¿no podría también efectuarse en los focos ópticos primarios? Cuestión es ésta que no puede resolverse por falta de datos. Considerando, sin embargo que, de realizarse la fusión en los lóbulos ópticos habría que rectificar una disposición fundamental creada ya en los vertebrados inferiores, á saber: la terminación de las fibras de cada retina en un sólo lóbulo óptico, estimamos probable que la síntesis se verifique en el foco cerebral, es decir, en la última estación visual, que es precisamente la más moderna desde el punto de vista filogénico. Con ello quedan mantenidas y respetadas las vías y arreglos del lóbulo óptico, los cuales, por responder á reflejismos motores de antiguo abolengo y de necesidad en todos los vertebrados, hubiera sido difícil retocar.

Proyección mental en la imagen estereoscópica.—Aun cuando en el trabajo actual el problema de la percepción del relieve sea una digresión y no podamos tratarlo con la minuciosidad deseada, apuntaremos, sin embargo, acerca de él algunas ideas relacionadas con la doctrina general que acabamos de exponer.

A nuestro juicio, la sensación de la tercera dimensión brota de un fenómeno sencillísimo: de la persistencia cerebral de varios estados próximos de convergencia, y, por consiguiente, de una serie de proyecciones sucesivas en planos distintos del espacio. El cerebro ve á un tiempo varios planos del objeto, porque, dentro de un tiempo dado, los contempla como presentes y espaciados.

Para apreciar la exactitud de este pensamiento, conviene observar lo que ocurre cuando miramos un objeto con ambos ojos. Si realizamos movimientos rápidos de convergencia, y, por consiguiente, de proyección bi-ocular en el espacio (recuérdese la teoría de la proyección de Hemholz), la sensación de relieve aparece; pero si inmovilizamos la convergencia y la proyección en un sólo plano, cesa la percepción de la tercera dimensión; en fin, si tales movimientos de convergencia ocurren tras grandes pausas, el relieve desaparece casi del todo. En otros términos, la percepción de la profundidad es tanto más perfecta cuanto más rápidamente pasamos en la convergencia y proyección de un plano á otro.

¿Qué ocurre en el cerebro á cada movimiento de convergencia? Un simple dibujo en el cual se represente la proyección mental de un sólido, por ejemplo, de un cono truncado visto de punta y enfocado y con-

vergido alternativamente en su base y vértice, nos mostrará fácilmente que, cuando la convergencia apunta al vértice del cono, proyéctase una imagen circular en la región macular de ambos cerebros, muy cerca de la línea media; y cuando apunta á la base, otra serie concéntrica, pero más extensa, de pirámides de la citada región macular, recibirá la proyección del círculo correspondiente (fig. 11, *A*, *B*). Es claro que, según han mostrado los físicos y fisiólogos para la imagen retiniana, los términos no convergidos del objeto, se dibujarán duplicados, por no ir á puntos idénticos ni interesar, por tanto, ambos haces, directo y cruzado; y así, al fusionarse la doble imagen del vértice en el cerebro, la base se pintará duplicada (fig. 11, *A*) y al revés (figu- 11, *B*); pero este fenómeno tiene poca importancia, porque el cerebro descarta la imagen doble, que, además, se presenta desenfocada, para no atenerse sino á la convergida y sintética, que es también la más enérgica.

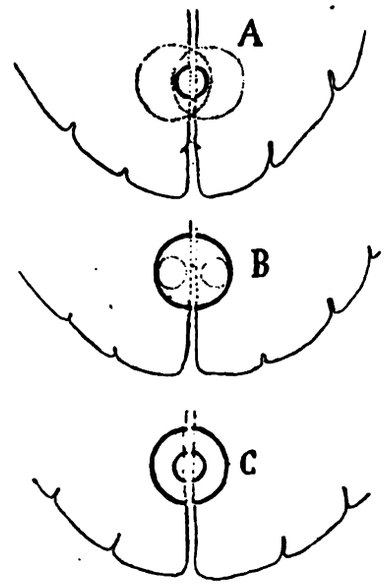


Fig. 11. — Esquemas en donde se muestra la forma de la imagen mental de un sólido (cono truncado visto de punta) en dos momentos sucesivos de convergencia. Las líneas negras representan el plano del objeto convergido y sintetizado en una sola imagen mental; las líneas de puntos señalan los planos no convergidos, y por consiguiente, proyectados por duplicado. — A, imagen mental durante la convergencia y acomodación del vértice del cono; B, imagen mental durante la convergencia y acomodación de la base del cono; C, síntesis por persistencia de imágenes de ambos planos convergidos del objeto.

Esto sentado, reparemos que con motivo del paso rápido de la convergencia de un plano á otro del objeto, hay en realidad presentes, en concepto de impulsos, dos imágenes mentales sintéticas y detalladas: la de la base, que es efecto de la convergencia presente y se proyecta en un círculo extenso de pirámides; la del vértice, que resulta de la convergencia pasada y se dibuja en un círculo más restringido de las mismas. En algunos grupos de pirámides participantes en las dos imágenes, se darán los dos impulsos á la vez: el presente más enérgico, el pasado más débil, pero todavía subsistente. Ahora bien, en tales condiciones, todas estas pirámides cerebrales puestas en actividad

por estímulos presentes ó pretéritos no muy alejados, proyectarán simultáneamente en el espacio, lo que á ellas llegó en momentos de tiempo diferentes, y el cerebro verá como coexistentes en el mundo exterior y en los puntos de intersección de las líneas visuales, dos planos, por lo menos del objeto.

La desemejanza de las dos imágenes derecha é izquierda, tantas veces mentada por los físicos, no parece contribuir por sí misma á la sensación del relieve, sino por los movimientos de convergencia á que obliga para descartar esta desigualdad ; lo que se logra descomponiendo la proyección del objeto en una serie de planos sucesivamente dibujados y fundidos en los puntos idénticos cerebrales.

Obsérvese que cualesquiera que sean las diferencias ofrecidas por las imágenes de ambos ojos, éstas desaparecen en cuanto el sólido es descompuesto en planos matemáticos ; en otros términos : las citadas diferencias son reales y se marcan bien en la imagen del objeto mirada de una vez ó proyectada sobre un plano como una fotografía, pero no en la sucesión de imágenes analíticas, creadas por la convergencia binocular y sintetizadas en el cerebro. Esta copia mental escalonada ó cronológica, representa la suma de numerosos términos del objeto, y presenta en conjunto ante el cerebro, el aspecto que ofrecería el objeto contemplado con un ojo único, situado entre los dos, ó sea en el arranque de la nariz.

En el fondo, el mecanismo de la percepción del relieve en la visión binocular de un sólido, es el mismo que el de la visión de una imagen plana (dibujos, fotografías, objetos distantes), sin otra diferencia que en ésta interviene una sola vez la convergencia, y en aquélla muchas. Por lo cual, cabría afirmar que la visión estereoscópica no es sino la percepción alternativa de una serie de imágenes planas, enfocadas y llevadas sucesivamente, por convergencia de los ejes oculares, á los grupos de pirámides isodinámicos de la corteza cerebral. En cada momento de convergencia, conforme es bien sabido, la retina da una proyección en el espacio del plano enfocado y convergido, proyección aérea, que se detiene en el punto de intersección de las líneas visuales, y que dura en las neuronas cerebrales, en concepto de movimiento interno persistente, lo bastante para que todo un desfile de proyecciones aparezca como coetáneo en nuestra conciencia. Merced á la persistencia de los estados de conciencia correspondientes á distintas proyecciones escalonadas, nosotros construímos sucesivamente en el espacio el edificio de los objetos, edificio virtual, sin duda, pero que nos parece real y presente en todos sus planos.

De lo expuesto se infiere que ni la percepción de las imágenes dobles (en los planos no convergidos), ni la conciencia del esfuerzo muscular

necesario á la convergencia, desempeñan, á nuestro modo de ver, papel importante en la apreciación del relieve; serán, á lo sumo, fenómenos auxiliares que permitirán juzgar, á título de mecanismos inconscientes ó automáticos, del tanto de la profundidad á que se halla un término dado del objeto, pero ellos no crean la sensación del relieve. Que el esfuerzo de la convergencia tiene poco valor, lo persuade el fenómeno de la visión monocular. Cuando tapamos un ojo y con el otro miramos un objeto de relieve, el esfuerzo muscular de la convergencia subsiste más ó menos, pero la conciencia de la tercera dimensión es muy imperfecta ó falta por completo.

No negaremos que, como afirma Bourdon, intervenga algo la convergencia en la visión monocular, dando más ó menos obscuramente una impresión de relieve, sobre todo si pasamos rápidamente de la acomodación y convergencia de unos planos á otros, imitando con esto algo de lo ocurrido en la visión binocular; pero esta sensación de relieve es confusa, probablemente porque la proyección de la imagen en el espacio no se verifica en términos fijos, por ausencia de la proyección del ojo compañero; pues según es sabido, el cerebro sólo aprecia, como plano real y bien determinado en el espacio, el formado por la intersección de las líneas prolongadas de los conos de ambas retinas.

La sensación del relieve puede lograrse también mediante impresiones luminosas alternativas en cada ojo, circunstancia que prueba una vez más la importancia de la persistencia de las impresiones para la citada sensación. Según esto, el cerebro no necesita, para sintetizar la doble imagen y crear el relieve, dos corrientes visuales simultáneas; bástale con que sean sucesivas, pero á condición de que los intervalos no pasen de 1/7 ó 1/8 de segundo. En condiciones tales, es indudable que la síntesis se opera con la imagen actual de un ojo y el resíduo de la antecedente traída por el otro.

Un aparato muy sencillo, consistente en un disco giratorio, provisto de una abertura excéntrica, y colocado delante de los ojos, en los cuales sólo alternativamente penetra la luz, sirve para poner de manifiesto esta propiedad del cerebro. Por lo demás, en este experimento está fundado un aparato de proyección imaginado por nosotros, con la mira de producir la sensación del relieve á grandes distancias. Este aparato (desprovisto de interés industrial por lo complicado y molesto de su mecanismo y que no pasa de ser una recreación de óptica fisiológica), consiste esencialmente en dos linternas de proyección, cada una de las cuales destinada á dibujar en el mismo punto de una pantalla una fotografía estereoscópica. Como consecuencia de esta proyección, dos imágenes, la del ojo derecho y la del izquierdo, se funden en una, fuertemente iluminada. Mi-

rada de lejos y á simple vista, la proyección carece de relieve; pero si colocamos dos discos giratorios, como el descrito, uno delante de las dos lámparas proyectoras, y otro pequeño delante de los ojos del espectador, el relieve aparece, porque cada ojo recibe exclusivamente su imagen, es decir, la que recibiría si contemplara con el estereóscopo una doble vista fotográfica. El isocronismo de ambos discos giratorios se realiza mediante un motor eléctrico (1).

ADAPTACIONES DE LAS DEMÁS VÍAS SENSORIALES Y MOTRICES AL ENTRECRUZAMIENTO ÓPTICO

1.° **Vías ópticas reflejas.**—Como es sabido, tanto del lóbulo óptico de los vertebrados inferiores, como del tubérculo cuadrigémino anterior de los mamíferos, parten vías descendentes destinadas á llevar la excitación luminosa á los focos motores del bulbo y médula espinal. Estas vías forman dos corrientes, una homolateral pequeña y otra oposito-lateral más robusta. Esta última cruza la línea media, como demuestran las investigaciones de Tartuferi, Bellonci, de mi hermano, Held, nuestras, de Kö-

(1) Al corregir las pruebas de este artículo (20 de Noviembre), nos informan de que casi la misma solución del problema ha sido dada también recientemente por A. Rateau (*Compt. rend. de l'Acad. de Sciences*, 11 Juilliet, 1898), con el fin de prestar sensación de relieve á las vistas del cinematógrafo. Parece que también M. Jul. Carpentier había imaginado algo semejante.

Por lo demás, el problema puede resolverse también, prescindiendo de la electricidad y de discos giratorios, de este otro modo: En un salón ó teatro dispuesto *ad hoc*, se hace girar circularmente una pantalla cilíndrica de grandes dimensiones, y la cual contenga, á la altura de los ojos del espectador, una serie de agujeros espaciados de tal modo (cada 12 centímetros uno), que cuando uno de ellos corresponda al ojo izquierdo, por ejemplo, el derecho esté situado enfrente de la porción opaca de la misma. Por el otro lado de la pantalla se dispondrán dos linternas con vistas correspondientes á cada ojo, las cuales serán alternativamente proyectadas en un telón fijo vertical dispuesto en el hueco de la pantalla cilíndrica. En estas condiciones, cada vez que pase un agujero por delante de los ojos del observador, la misma pantalla cilíndrica abrirá por el lado opuesto el objetivo correspondiente del aparato proyector.

Todavía existe otra solución meramente teórica, dificilísima y cara de realizar. Dámosla aquí sólo á título de curiosidad científica. Hállase basada en el fenómeno de la polarización de la luz. Sobre dos vidrios negros, cuyos planos de polarización se corten en ángulo recto, se hacen reflejar dos imágenes estereoscópicas proyectadas sobre pantallas translúcidas situadas muy cerca de los mismos, una de las cuales será horizontal y la otra vertical y antero-posterior. Los rayos reflejados por cada espejo saldrán polarizados en ángulo recto, y sólo serán vistos por el ojo correspondiente, armado, naturalmente, con un prisma de Nicol, cuyo plano de polarización sea paralelo al de los espejos polarizantes.

lliker, etc., y llegada al lóbulo del lado opuesto, se hace en gran parte descendente, engendrando de preferencia el *fascículo descendente de la calota*. En realidad, existen fibras cruzadas situadas por encima del acueducto de Silvio, y fibras decusadas situadas por debajo del haz longitudinal posterior.

No hemos de estudiar aquí detalladamente estas vías optico-reflejas, cuyas conexiones motrices hállanse todavía rodeadas de no poca obscuridad. Impórtanos solamente consignar que la disposición general de estas vías conviene con la teoría. En efecto, dado el cruzamiento fundamental de los nervios ópticos y el predominio de los reflejos musculares correspondientes al lado de la excitación, era de esperar que superase en importancia la vía óptica refleja oposito-lateral á la homolateral y esto es precisamente lo que sucede. La teoría exige también que en los vertebrados de visión panorámica, en los cuales cada ojo funciona con independencia (reacción pupilar monolateral, falta de convergencia, etc.), sean escasísimas las fibras optico-reflejas homolaterales y esta deducción de la teoría armoniza igualmente con los hechos. Así Edinger, autor que ha estudiado cuidadosamente este punto en los peces, reptiles y batracios, describe y dibuja como entrecruzada la inmensa mayoría de los haces descendentes nacidos en el lóbulo óptico (*tractus tecto-spinales y tecto-bulbares*), sin contar con la decusación dorsal del techo, que bien podría corresponder á las fibras descendentes no cruzadas en la región ventral de este órgano (1). No creemos, sin embargo, que falten por completo, aun en los vertebrados inferiores, las fibras homolaterales, pues la sinergia de ciertos movimientos oculares (elevación y depresión de los ojos, acomodación á las distancias, etc.), exigen la contracción bilateral de algunos músculos.

Vía motriz voluntaria. — Según es sabido, tanto en los mamíferos inferiores como en el hombre, la inmensa mayoría de las fibras de la vía piramidal nacida en el cerebro, se entrecruza al nivel del bulbo, para descender por el lado opuesto de la médula y colocarse en el cordón lateral (hombre, perro, gato, etc.), ó en el cordón posterior (ratón, rata, etc.). Este hecho importantísimo se explica, conforme en diversas ocasiones hemos insinuado, por una adaptación al entrecruzamiento del nervio óptico. En efecto, desde el momento en que la visión tubular se convirtió en lenticular y hubo por consiguiente cruce de las vías ópticas, las fibras (acaso meramente reflejas *ab initio*) nacidas en el cerebro y destinadas á regir los movimientos voluntarios, tuvieron que decusarse también á fin de llevar la reacción motriz al lado del estímulo. En la fig. 12, *M*, repro-

(1) *Edinger:* Vorlesungen uber der Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere, etc., 5 Auff, 1896, p. 108 y siguientes.

ducimos esta adaptación con referencia á cualquier animal de visión panorámica. Para mayor simplicidad, hacemos partir la vía motriz de la misma región de la visión mental, disposición que seguramente se complica en los mamíferos con la presencia de una neurona cerebral in-

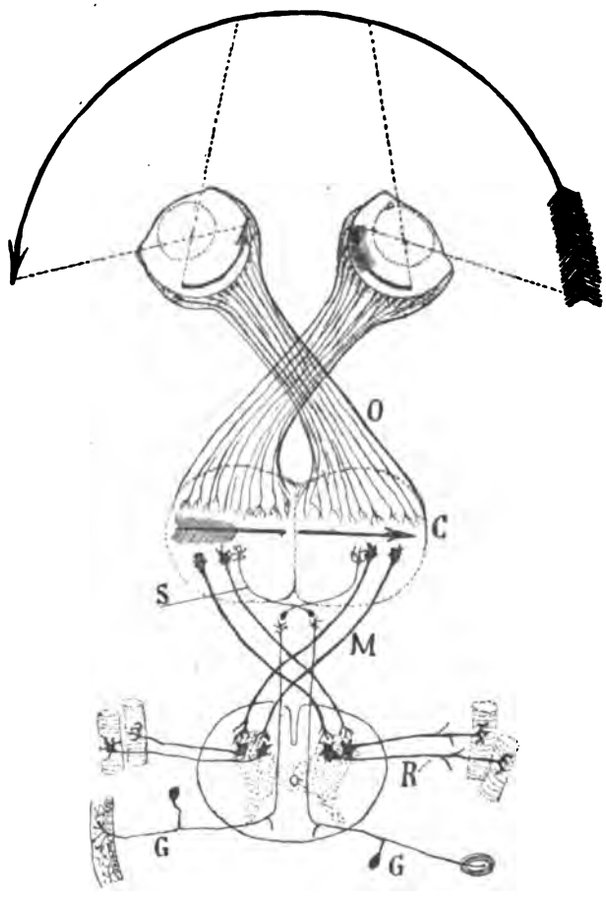


Fig. 12. — Esquema destinado á mostrar la necesidad del entrecruzamiento de las vías motrices y sensitivas por adaptación al cruce de los nervios ópticos. — O, nervios ópticos cruzados; C, centros ópticos primarios y secundarios; M, vía motriz cruzada; S, vía sensitiva central cruzada; R, raíces motrices de la médula espinal; G, ganglios raquídeos y raíces sensitivas.

termediaria, por cuya virtud se ponen en relación las últimas ramificaciones de las vías ópticas con las células piramidales de la región motriz de la corteza.

En el hombre y mamíferos superiores, las fibras homolaterales de la vía piramidal son también bastante numerosas; pero nunca tanto como las decusadas, que alcanzan, por lo menos, dos tercios ó más de la totalidad. Este aumento proporcional de las fibras homolaterales, no tiene nada que ver con la presencia del haz óptico directo, sino con la superior movilidad de la cabeza, cuello y extremidades, cuyos movimientos coordinados son á menudo bilaterales, aunque preponderen siempre los del lado correspondiente á la posición espacial del objeto que impresionó nuestra retina (movimientos conjugados de los ojos para llevar la imagen del objeto á la *fovea*, inclinación de la cabeza y del brazo en dirección de éste, acción de cogerlo, etc.).

El cruce obligado de la mayoría de las fibras de la vía piramidal, ha causado también, por adaptación, la decusación de la vía motriz subalterna *ponto-cerebelo-medular*. En efecto, enlazada esta vía con las colaterales del haz piramidal, antes del entrecruzamiento bulbar de ésta, es decir, en pleno puente de Varolio, debía entrecruzarse también en gran parte, á fin de que la acción coordinatriz de los movimientos, se efectuara en los mismos músculos regidos por la vía piramidal cruzada. Existe, empero, una vía *ponto-cerebelosa-medular* directa (algunas fibras de los pedúnculos cerebelosos medios no se cruzan en el puente), que acaso sea reforzada todavía en pleno cerebelo (comisuras intra-cerebelosas) y cuyo papel podría ser suscitar, como dice Lugaro, contracciones compensadoras oposito-laterales cada vez que un cambio de posición de los músculos, destruye el equilibrio, del tronco y cabeza.

Vías sensoriales, acústica, sensitiva, olfativa, etc.—Debiendo el organismo permanecer fiel al principio de *simetría concéntrica*, anteriormente expuesto, á saber: que cada mitad lateral de los centros nerviosos simboliza la proyección resumida de una de las mitades verticales de la total superficie sensible (incluyendo en ésta los sentidos que al fin no son sino diferenciaciones cutáneas), en cuanto apareció el cerebro medio intermediario y anterior, dispuso también, en consonancia con dicho principio, todos los focos centrales sensitivos, sensoriales y motores de cada lado en la substancia gris de un hemi-encéfalo. Y esta relación hubiera sido homolateral, de acuerdo con las miras económicas de la naturaleza, si el cambio de la visión tubular en lenticular, ocurrido en los cefalópodos y mantenido y perfeccionado en los vertebrados, no hubiera hecho absolutamente necesario el cruce de las vías ópticas. Este cruce sobrevino ya antes de diferenciarse la corteza cerebral, cuando el foco terminal de los nervios ópticos estaba representado exclusivamente por los lóbulos ópticos y cerebro-intermediario.

Siendo, pues, dicha decusación, anterior á la construcción del cerebro,

á la aparición de éste, los focos sensitivos sensoriales y motores que sucesivamente fue conteniendo, tuvieron que amoldarse á la inversión óptica, con tanta mayor razón, cuanto que en los vertebrados inferiores las impresiones visuales dominan sobre todos los impulsos sensoriales, y regulan casi enteramente la vida psíquica del animal. La iniciativa en esta acomodación al cruce óptico, debió tomarla la vía motriz aun en los tiempos en que arrancaba del cerebro intermediario ó medio; después debieron seguir la vía sensitiva táctil, la del sentido muscular y acaso la acústica también. Los sentidos no *espaciales*, como el del gusto y olfato, debieron permanecer indiferentes, conservando la doble vía directa y cruzada propia de los centros medulares primitivos creados casi exclusivamente en vista de los reflejos.

Formada la corteza cerebral y con ella los focos sensoriales superiores, la citada acomodación se mantuvo en las nuevas vías establecidas; de esta suerte, todos los centros motores y sensoriales del lado derecho del cuerpo, moraron juntos en el encéfalo izquierdo y al contrario. Que el cruce de la vía sensitiva táctil y muscular viene impuesta por la decusación óptica, lo persuade la imposibilidad de hallar ninguna otra razón plausible que lo esclarezca. En efecto, en ninguno de estos sentidos ha ocurrido durante la serie filogénica un cambio del mecanismo sensorial comparable al reemplazo del ojo de facetas por el ojo lenticular. La esfera táctil se ha mantenido ajena á todo progreso estructural, conservando fielmente las disposiciones primitivas.

La naturaleza, al establecer todos los focos sensoriales y motores de un lado del cuerpo en el hemisferio contralateral, ha obedecido también á miras económicas, es decir, al ahorro de trayectos supérfluos en los conductores inter-sensoriales y sensorio-motores. Así, por ejemplo, emplazando en un mismo hemisferio y en torno del área motriz los focos sensoriales, acústico, olfativo y visual (el táctil corresponde á la zona motriz misma), ha hecho mucho más cortas las vías de asociación de estos focos entre sí y con la corteza motriz, de lo que hubieran resultado, si, descartada la acomodación de lugar tantas veces mentada, el foco visual correspondiente al espacio derecho, hubiera residido en el hemisferio izquierdo, y los demás focos sensoriales hubieran conservado su carácter homolateral.

A fin de hacer comprender más completamente el carácter de estas acomodaciones económicas, indiquemos rápidamente la forma y posición de algunos focos sensoriales corticales.

a) Región táctil y del sentido muscular.— Según la ley de Flechsig, la extensión de la proyección cortical de un sentido, guarda relación con el diámetro del nervio correspondiente. Por consiguiente, como la suma

de las secciones de los nervios cutáneos, tendinosos y musculares sensitivos, representa una cantidad muchísimo mayor que la de todos los demás nervios sensoriales, es lógico presumir que la región táctil de la corteza ocupe un territorio mucho más amplio que el correspondiente á la vista ó al oído. Munk, que ha consagrado gran atención al estudio de la forma y extensión de las proyecciones sensitivas corticales en el perro y mono, las sitúa ordenadamente en las circunvoluciones parietal ascendente, frontal ascendente y porción posterior de las circunvoluciones frontales, es decir, con pocas diferencias, al nivel mismo de los focos motores correspondientes á los segmentos de piel allí representados. Estos focos de proyección sensitiva, no están, pues, dispuestos al azar, sino con una cierta regularidad ; así, las áreas corticales del hombro, codo, muñeca y dedos, se suceden en la corteza en este mismo orden y de arriba á abajo, y ocurre lo mismo con las del muslo, rodilla y dedos de la extremidad inferior, cuyas áreas yacen en el borde de la hendidura hemisférica; sólo que no siendo susceptible la piel de todo el cuerpo, dada su forma general cilindroide y ramificada, de una proyección plana en que sean conservadas las posiciones respectivas de cada tegumento segmentario, la naturaleza los ha dispuesto en áreas, todo lo más juntas posible, y, arregladas de tal modo, que no dejen ningún hueco entre sí. En este caso particular, el organismo, en la imposibilidad de copiar la forma de la superficie sensible periférica, ha procedido como el sastre que necesitando fabricar un traje y no disponiendo de telas cilíndricas apropiadas, se ve en el caso de reducir los diversos segmentos del cuerpo á proyecciones planas representadas por otros tantos patrones y pedazos de tela. He aquí por qué la retina central táctil no tiene la regularidad de la visual, circunstancia, por otra parte, indiferente para los efectos de la forma de la proyección en el espacio; pues como hemos dicho anteriormente, para que se mantenga la forma y continuidad de la imagen visual, lo que importa no es la figura y continuidad de la superficie del órgano sensorial central, sino las de la superficie receptora periférica, dado que nosotros referimos siempre la sensación, no al cerebro, sino á la prolongación en el espacio de los extremos periféricos de las fibras nerviosas sensoriales.

Observemos que la naturaleza al proyectar las esferas sensitivas en la corteza, se ha subordinado también al importantísimo principio de la unidad de sensación. En efecto, cada hemisferio sólo recibe las vías sensitivas correspondientes á la piel del opuesto lado, nunca de los dos. No hay, por tanto, duplicación de sensaciones correspondientes á un mismo punto cutáneo.

Párrafos atrás hemos indicado la razón del cruzamiento de la vía táctil y del sentido muscular y tendinoso. Aquí sólo expondremos algunos

argumentos complementarios y aclaratorios de la doctrina antes expuesta: 1.° Cruzadas la vía motriz voluntaria por servidumbre á la decusación óptica, la sensitiva que tan íntima relación de terminación tiene con la región motriz de la corteza, debió ser también arrastrada en el cruce, á fin de no alargar y complicar con neuronas intermediarias el enlace sensitivo-motor. 2.° Si esta decusación no se hubiera verificado, las imágenes visuales y táctiles hubieran sido incongruentes entre sí, por ejemplo: un objeto susceptible de ser visto y tocado daría una imagen visual exteriorizada en la dirección del mismo, y una imagen táctil proyectada en el lado opuesto del espacio. 3.° Residiendo en un mismo lado cerebral todos los focos sensoriales de igual signo, las asociaciones inter-sensoriales son más fáciles y se efectuarán con conductores mucho más breves.

b) Vías acústicas. — El aparato acústico desvía notablemente del óptico y del táctil en cuanto á virtud analítica. Todos sabemos que el tacto y la vista son sentidos espaciales, puesto que, aparte de la calidad misma de la sensación (color y claro-obscuro en el ojo, impresión dolorosa, táctil y térmica en la piel), nos revelan la posición del estímulo en el espacio. El ojo, sobre todo, engendra verdaderas imágenes de los cuerpos, con relaciones de espacio (figura y profundidad de los objetos), y de tiempo (longitudes de onda etérea). Pero el oído da solamente relaciones de tiempo (ondas acústicas), y las vagas indicaciones que este sentido suministra tocante á la dirección del sonido, acaso no sean obra del caracol sino de la colaboración del nervio vestibular y de su aparato terminal en los conductos semicirculares. Falta, pues, según Lechalas (1) afirma, el espacio sonoro, lo que depende quizá de que la naturaleza, en vista sin duda de la carencia de sonido de la mayor parte de los cuerpos, ha reputado supérflua la construcción de un aparato acústico susceptible de dar imágenes espaciales. Quizá el oído se halla en vías de perfeccionamiento, y acaso con el tiempo llegue á tener, como el ojo, un aparato de refracción (recordemos que los físicos producen verdaderas imágenes acústicas con lentes de ácido carbónico), merced al cual, un ciego del porvenir podrá quizás precisar la forma y posición en el espacio de los objetos productores de ruídos y sonidos (2).

(1) *Lechalas*: L'absence d'espace sonore. *Rev. de metaphis. et de moral.* Septiembre 1895.

(2) Los autores no están de acuerdo sobre el mecanismo en virtud del cual apreciamos la dirección del sonido. Preyer (*Arch. f. die gesamt. Phys.*, Bd. XL, 1887) y Lugaro afirman que la dirección del sonido nos es dada merced á las excitaciones recibidas por los conductos semicirculares. Este último sabio (Sulle funzioni dei canali semicircolari, *Riv. di Pathol. ner. é mentale*, vol. II, 1897) añade que los conductos semicirculares constituyen un aparato acústico que provoca, por vía refleja, los movimientos de los ojos, cabeza y tronco, en relación con la dirección

Estas consideraciones tienden á probar que el entrecruzamiento de las vías acústicas no obedece á ningún designio relativo á la forma de la proyección sonora mental, puesto que percibiendo cada oído las mismas relaciones (longitud é intensidad de las ondas) cualquiera que sea su origen, es indiferente, para los efectos de la audición mental, que la imagen acústica de un oído se pinte en ambos cerebros ó que se proyecte exclusivamente en el hemisferio homolateral ú oposito-lateral.

La cuestión de la posición, dirección y terminación cerebral de las vías acústicas encierra todavía muchos puntos obscuros. En vano sería negar que en este dominio los datos aportados por la anatomía patológica del hombre, así como por las investigaciones fisiológicas en los animales, son mucho menos expresivos y concordantes que los recogidos sobre el aparato táctil y visual.

Tocante á las vías inferiores, las observaciones de Flechsig, Bechterew, Held, Kölliker, nuestras y de otros muchos, enseñan que la mayor parte de las vías acústicas se cruzan en el bulbo, en lo que se llama el *cuerpo trapezoide* (cruce en un todo comparable al del kiasma, puesto que sobreviene, como en la vía óptica, al nivel de la segunda neurona), y se termina en el tubérculo cuadrigémino posterior ; de aquí emerge una vía homolateral, terminada sin nuevos cruces en la región esfenoidal del cerebro. Habría, sin embargo, fibras no cruzadas, correspondientes, sobre todo, á una parte de las estrías acústicas, y acaso estas fibras sean más numerosas de lo que se cree, considerando que, según quiere Kölliker, no pocos de los tubos del cuerpo trapezoide se agotarían en la oliva superior de su lado, donde podrían empalmar las vías verticales homolaterales. Hay, pues, en esto incertidumbre ; sin embargo, nosotros nos inclinamos á creer, después de un atento examen del cuerpo trapezoide en el ratón, rata, conejo y gato, que por lo menos la inmensa mayoría de las fibras acústicas se cruzan en estos animales en el bulbo.

El lugar cortical de la esfera acústica se conoce bien, gracias á las observaciones de Munk, para quien cada oído está representado entero en el hemisferio opuesto. Según este sabio, los tonos graves corresponderían á la parte posterior, y los agudos á la interna y anterior (cisura

del sonido. Estos movimientos, apreciados por el sensorio, producirían indirectamente la representación del sentido de la fuente sonora. Esta teoría ha sido también, aunque en forma más imperfecta, indicada por Brode (A New theory a to the fonctions of the semicircular canals, *Journ. of Anat. and Physiol.*, tom. 17, 1882). Para Luzzati (Sulla percezione della direzione dei Suoni, *Giornale della R. Accad. di med. di Torino*, nº 2, 1897), dicha apreciación derivaría, no de una sensación especial, sino de un juicio. La cabeza se movería hasta obtener el máximo de intensidad del sonido, y por la dirección tomada se inferiría la del objeto sonoro.

de Silvio) de la esfera acústica cortical. En cambio, Luciani y Seppillini, después de confirmar la localización de la sensación acústica en la región esfenoidal, declaran que cada hemisferio se conexiona con ambos oídos. Alt (1) se inclina también á una conexión cruzada. Para Monakew, el centro acústico derecho sería destinado á los sonidos musicales, y el izquierdo al análisis de los sonidos verbales. En general, se supone que la extirpación de una región acústica cortical, rebaja la intensidad de la audición y la ablación bilateral provoca la sordera absoluta. Es interesante observar el restablecimiento del oído, después de la extirpación parcial ó total (quizá siempre parcial) de la corteza acústica.

Preciso es declarar que, en el estado actual de nuestros conocimientos anatomo-fisiológicos, la hipótesis de Munk acerca del cruce total de las vías acústicas, y por tanto de la conexión oposito-lateral de cada esfera auditiva cortical, parece la más verosímil. Y dentro de nuestro punto de vista, esta relación cruzada podría explicarse, como la de la vía sensitiva, por una decusación consecutiva al cruce históricamente anterior de la vía óptica, al objeto de que cada hemisferio contenga la proyección entera de los sentidos del lado opuesto. De esta suerte, los enlaces entre la esfera acústica y la motriz, correspondientes al mismo lado del cuerpo, podrían ser sumamente breves ; así, por ejemplo, cuando alguien nos habla por la derecha, la intimidad de esta relación explicaría el rápido movimiento consciente (á veces reflejo) de la cabeza en dirección del interlocutor.

Y no obstante semejantes ventajas, y después de reconocer sinceramente que los datos anatomo-patológicos que actualmente poseemos parecen más favorables á la referida opinión que á otra cualquiera, no somos dueños de rechazar por completo una conjetura que tiene el mérito de armonizar mucho mejor con el principio anteriormente establecido de la unidad de sensación.

Este principio impera de tal modo en la construcción de los centros, que la aparición de un hecho que lo vulnere no debe aceptarse sino apoyado en pruebas irrecusables. Vemos, v. gr., que ambas esferas visuales no reciben la proyección del mismo punto de la doble imagen, sino que la región occipital óptica derecha corresponde á unos objetos y la izquierda á otros ; lo mismo ocurre en el tacto y los sentidos muscular y tendinoso. Y aunque pudiera objetarse que el oído, por no ser un sentido espacial sino meramente numerador de movimientos (transformador de números de onda en sensaciones diversas) no necesita estar construído según el plan de los sentidos vista y tacto, que nos dan gamas sensoria-

(1) *Alt* : Zur Pathologie des corticalen Hörcentrums, *Wien. klin. Wochenschrift*. n° 10, 1898.

les y además relaciones de espacio, esto no explica el por qué las dos corrientes acústicas llegadas de un mismo foco sonoro se funden en una sola sensación. En el sentido de la vista, un color, por ejemplo, el rojo emanado de un punto, produce dos sensaciones si los conductores de ambos ojos, por desviación artificial de las zonas retinianas idénticas, no pueden llevar la imagen monocromática de este punto al mismo grupo piramidal isodinámico, sino á dos grupos más ó menos apartados yacentes en uno ó en ambos hemisferios.

Por tanto, si admitimos el cruzamiento total de las vías acústicas, resultará que un sonido simple, pongo por caso, el emitido por un diapasón, alcanzará las dos esferas acústicas corticales y provocará dos sensaciones conscientes, puesto que afectará á dos grupos de pirámides situados cada uno en diverso hemisferio. No sucedería esto ciertamente si cada oído desempeñara función diferente, si el derecho, verbi gracia, contuviera la escala de los graves y el izquierdo el de los agudos ; mas la experiencia más elemental enseña que los dos oídos recogen los mismos sonidos sin más diferencia que la intensidad algo diversa en cada oído á causa de su varia distancia al cuerpo sonoro. Todo se explicaría satisfactoriamente, en cambio, si la naturaleza aprovechara aquí un recurso análogo al imaginado para la fusión de las dos sensaciones visuales. Merced al establecimiento de una doble vía acústica directa y cruzada, el hemisferio izquierdo, por ejemplo, podría recibir las fibras nerviosas conductoras de los sonidos graves de entrambos caracoles, mientras que el derecho se conexionaría con las transmisoras de los agudos. Proyectado por mitades un sólo caracol en las dos regiones acústicas esfenoidales, al percibir un sonido puro ó de diapasón, sólo entraría en actividad un lado del cerebro ; en tanto que toda nota compleja, es decir, acompañada de armónicos, y con mayor motivo una orquesta ó la palabra humana pondrían en conmoción ambas esferas acústicas centrales. Por lo demás, la conjetura que acabamos de exponer, no pasa de ser una *hipótesis de trabajo*, destinada á servir de guía en algunas investigaciones fisiológicas, que algún día quizá podamos emprender (1).

(1) Los resultados que los fisiólogos han obtenido de la ablación monolateral de la esfera acústica, no pueden servir, por contradictorios, para apoyar ó refutar esta conjetura. Fuera preciso para valorarla, efectuar los experimentos con un rigor que probablemente no ha sido puesto en práctica, entre otras razones, porque los fisiólogos han partido siempre del supuesto de la equivalencia de ambas esferas acústicas. Así, cuando los observadores nos dicen que, extirpada en el perro la región esfenoidal del cerebro, el animal oye menos, hubiera sido de desear un análisis minucioso de la sensibilidad acústica para averiguar si todos los sonidos hallábanse debilitados por igual, ó si sólo lo estaban los graves ó agudos. Teniendo la palabra humana y todos los sonidos compuestos, armónicos graves y agudos, la experiencia

Vías olfativas y gustativas. — No dando los sentidos del gusto y olfato, como sentidos primitivos que son, más que sensaciones cualitativas y no formas ó copias de los objetos sápidos y olorosos, era de presumir que en tales sentidos no existiera entrecruzamiento total, manteniéndose puramente la disposición primitiva de la médula espinal, en cuyas vías reflejas domina, como se sabe, el camino homolateral. Así sucede, en efecto. En las vías olfativas, las neuronas correspondientes al nervio óptico (2.° neurona sensorial), es decir, las formadoras del tractus ó raíz externa del nervio olfatorio, son, en gran parte, homolaterales, terminándose en la corteza esfenoidal, según acreditan las investigaciones de Ganser, Golgi, nuestras, Calleja, Kölliker, etc.; pero existe además un contingente seguramente menor de conductores, que cruzando la línea media con la comisura anterior, desemboca en el lóbulo límbico del lado opuesto.

En las vías gustativas se reproduce igual disposición. Como nosotros hemos demostrado en el ratón, gato y conejo, de los focos terminales del gloso-faríngeo y vago en el bulbo, se originan dos vías ascendentes, una directa y otra cruzada, cuyos itinerarios hasta el cerebro no están desgraciadamente bien dilucidados.

También en estos sentidos ha podido la naturaleza salvar la unidad de sensación á la manera de lo que anteriormente hemos supuesto en el oído. También aquí cabría imaginar que las notas graves (para llamarlas de algún modo) de las impresiones gustativas y olfativas, recogidas en ambas mitades de la mucosa lingual y olfativa, se proyectan exclusivamente en un hemisferio, y las de la otra mitad de la escala en el opuesto.

Por lo demás, cualquiera que sea la hipótesis escogida tocante á la disposición de las vías acústicas, gustativas y olfatorias, la teoría de los entrecruzamientos más atrás desarrollada no sufre menoscabo, pues si imaginamos que en estos sentidos el entrecruzamiento es parcial, equivaliendo ambas vías, entonces no hay cuestión, porque no hay vías decusadas preferentes; ello probaría solamente que la naturaleza no ha creído pertinente modificar aquí el plan de construcción del aparato reflejo-medular, creado en vista de la producción rápida de reacciones motrices bilaterales; difusión reaccional que se compagina bien, por otra parte, con el carácter no espacial de las percepciones sonoras, olfatorias y sápidas, dado que en éstas no concurre el motivo en cuya virtud creáronse en otros sentidos las vías centrales monolaterales preferentes, que no fue otro que la

no podría ser concluyente sino mediante el empleo de un juego de diapasones de tono diferente. Además, sería preciso acostumbrar al animal, antes de practicar el experimento de la ablación de una esfera acústica, á reconocer algunos sonidos simples, enlazándolos con determinados actos musculares.

conveniencia de responder rápida y fácilmente á un impulso arribado de un lado del espacio con una reacción del mismo sentido. Y si, por el contrario, llegara á probarse que, *verbi gratia*, en las vías acústicas domina ó se muestra de manera exclusiva la conexión oposito-lateral, ello probaría que la naturaleza ha mirado como preferente á todo otro arreglo la acomodación al cruce óptico, con lo cual alcanza la ventaja, de orden económico, de emplazar en un mismo hemisferio todos los focos sensoriales y motores correspondientes al mismo lado del espacio, y la de abreviar notablemente las vías acustico-motrices (proximidad del foco acústico de un lado al foco motor destinado á mover la cabeza ó á ejecutar una acción cualquiera en dirección del objeto sonoro). En tal supuesto, la unidad de sensación habría sido evitada, en virtud de otros mecanismos, estableciendo, por ejemplo, colaterales ó bifurcaciones en cada fibra de las vías ascendentes, mediante cuyas bifurcaciones (que podrían ocurrir en pleno cerebro), cada excitación sonora homogénea (un sonido puro), vendría á excitar con igual intensidad las dos mitades de un mismo grupo isodinámico de pirámides, repartido en dos cerebros y dotado de las mismas asociaciones.

Significación del cuerpo calloso y de las fibras de asociación. — Las funciones del cuerpo calloso, con ser tan enigmáticas, pueden ser objeto de una hipótesis muy racional fundada sobre los recientes descubrimientos acerca de la topografía de los centros sensoriales y de los focos de representación.

Mas antes de formularla es preciso recordar algunos hechos:

1.° Como nosotros hemos descubierto, el cuerpo calloso no representa una comisura entre dos regiones simétricas del cerebro, sino una vía de conexión complejísima establecida entre cada esfera sensorial ó motriz de un lado y diversas zonas del otro. Merced á sus ramificaciones, una fibra callosa puede entrar en conexión con distintas circunvoluciones y hasta con diferentes lóbulos del hemisferio contrapuesto.

2.° En conformidad con la doctrina proclamada recientemente por Flechsig, acerca de la dualidad funcional del cerebro (existencia de centros de asociación y de centros de proyección ó sensorio-motores), es preciso aceptar que la corteza contiene, aparte de las esferas sensoriales, otras mucho más extensas donde son archivados los resíduos de la sensación, resíduos que, evocados y sintetizados, dan origen á la idea, representación ó recuerdo. En estas regiones se verificaría también la asociación de ideas, así como la identificación primaria y secundaria de que nos hablan los filósofos.

A la admisión de estos centros de asociación nos obligan, además de los hechos descubiertos por Flechsig, estas razones: la persistencia de los

recuerdos visuales en los ciegos por lesión cortical; el principio de división del trabajo que exige órganos diversos para labores distintas; el contraste extraordinario existente entre la sensación y el recuerdo (éste es una síntesis fragmentaria de rasgos fundamentales formada con resíduos sensoriales creados en el cerebro en épocas distintas, y aquélla es una fotografía exacta de la realidad, exenta de lagunas y perfectamente proyectable en el mundo exterior); en fin, hasta la menguada capacidad de las esferas sensoriales, en comparación con el extraordinario número de ideas visuales, auditivas y táctiles que poseemos, y con la notable extensión ocupada por esas regiones inciertas del cerebro, llamadas por Flechsig *zonas de asociación*, etc. (1).

3.° Los centros de representación que las investigaciones anatomo-patológicas en el hombre han permitido establecer hasta ahora, son focos asimétricos, quiero decir, monolaterales, y por lo común residentes en el hemisferio izquierdo, no lejos de las esferas sensoriales correspondientes. Tal ocurre con los centros de las representaciones motrices de la palabra, cuyas lesiones provocan la *afasia motriz* (destrucción del foco de las representaciones motrices del aparato fonético) y la *agrafia* (destrucción del centro donde moran las representaciones motrices de la palabra escrita); tal sucede asimismo con los focos afectos al significado ideal de la palabra oída (centro cuya lesión produce la *sordera verbal*) ó de la palabra leída (centro cuya lesión provoca la *alexia* ó pérdida de la inteligencia del lenguaje escrito, etc.). Así que tenemos por muy probable que los centros de representación de un lado, aun cuando simétricos con los del opuesto, con relación á la función general desempeñada, no encierren los mismos recuerdos. Por ejemplo: en el centro representativo visual izquierdo residirían ciertas imágenes visuales y en el derecho ciertas otras, y lo mismo ocurriría con las demás especies de conmemoraciones; de

(1) Diversos autores han probado, además, que la región parietal y aun esfenoidal del cerebro albergan representaciones visuales. Así, Gómez Ocaña, después de realizar hábilmente en el perro la ablación de un lóbulo parietal, ha observado que el animal cae en un estado enteramente semejante á la ceguera total; no ha perdido la vista, sin embargo, sino el recuerdo de todos los objetos vistos anteriormente, y su aire distraído y como indiferente á todo estímulo visual debe atribuirse á la pérdida de la memoria de la significación de los objetos. En virtud de esta pérdida del registro ideográfico visual, el animal se ve en la imposibilidad de comparar las nuevas percepciones con sus ideas y conmemoraciones. Bajo este aspecto, el perro privado de sus lóbulos parietales, sería comparable á un ciego de nacimiento á quien se hubieran batido las cataratas. Véase Gómez Ocaña: Centros visuales del cerebro. Comunicación á la Real Academia de Medicida de Madrid. Anales de la misma, 1895. Consúltese también Fisiología humana teórica y experimental. Madrid, 1896, p. 679 y siguientes.

este modo, la proyección visual, repartida como sensación en dos cerebros, se polarizaría ó monolateralizaría al transformarse en recuerdo, perdiendo su carácter proyectivo y espacial; ó en otros términos, el cerebro de representación no es símbolo exclusivo, como el cerebro sensorial, de los objetos residentes en un lado del espacio, sino que corresponde y representa á entrambos espacios, derecho é izquierdo (1).

En las consideraciones precedentes se encierra, según nuestro sentir, la significación del cuerpo calloso. En efecto, siendo bilateral el asiento de

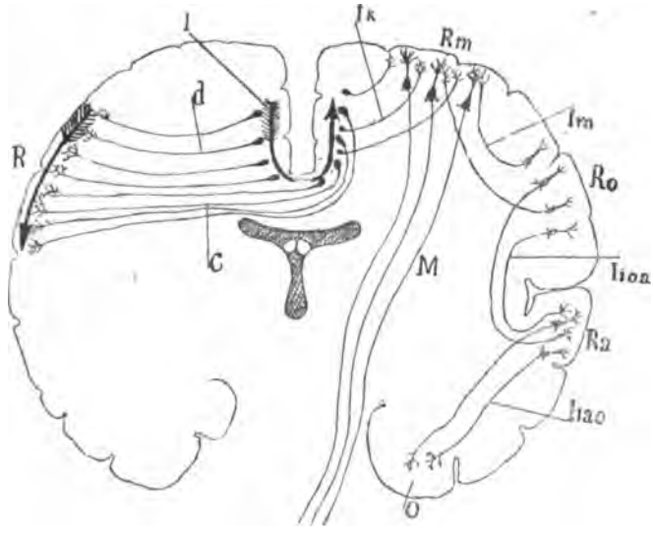


Fig. 13. — Esquema destinado á mostrar las distintas especies de fibras de asociación de la corteza y el modo cómo los resíduos de la sensación se transforman en recuerdo. — I, imagen mental en el centro cortical de la visión; R, recuerdo archivado en el foco correspondiente de representación; *d* y *c*, fibras directas y cruzadas, mediante las cuales la imagen sensorial bilateral es llevada á una región monolateral de la corteza; *Rm*, región motriz del cerebro; *Ro*, región de representación óptica; *Ra*, región de representación acústica; *o*, región cortical olfativa; *Ik*, fibras de asociación iconokinéticas; *Im*, fibras de asociación ideokinéticas; *Iioa*, fibras de asociación interideales ó acustico-visuales; *Iiao*, fibras de asociación acustico-olfativas.

la sensación y monolateral indiferente el recuerdo ó resíduo de la misma, para que en la región representativa visual de un hemisferio sean archivadas imágenes ópticas completas, son necesarias dos especies de fibras de asociación: unas que pinten la mitad homolateral de la imagen en

(1) La idea de que los dos hemisferios tienen valor diferente, ha sido también recientemente expuesta, aunque desde otro punto de vista, por Klippel. Véase el artículo de este autor: La non equivalence des deux hemisphères cerebraux. *La presse medicale*. 28 Janvier, 1898.

el centro de representación (fibras de asociación directas), y otras que enlacen con este mismo foco la parte de imagen proyectada en el otro hemisferio (fibras de asociación cruzadas ó callosas) (1). En la fig. 13, *d*, *c*, donde presentamos estas dos especies de fibras, creemos justificar, según la teoría, la existencia de la comisura callosa. Lo mismo ocurre verosímilmente en las demás esferas sensoriales. Por lo demás, que cada esfera visual occipital se relaciona, mediante fibras directas y callosas, con los centros de representación (lóbulo parietal en el perro), es idea que ya fue correctamente expuesta por Gómez Ocaña.

Esta doctrina nos conduce á distinguir tres especies de fibras de asociación, de conexión diversa, pero anatómicamente inseparables : 1.°, las fibras que van de los focos sensoriales á los centros de representación, entre las cuales las hay directas y cruzadas (*fibras de asociación iconoideal* podrían llamarse) ; 2.°, las fibras que enlazan unos centros de representación con otros, ya del mismo, ya del lado opuesto. Estas fibras, *substractum* preferente de la asociación de ideas y signo característico de la excelencia intelectual, así como de la potencia imaginativa, serían igualmente directas y cruzadas, y podrían llamarse *fibras de asociación interideal.* Todavía habría que admitir una tercera especie de conductores que nosotros llamaríamos *icono-motores* ó *icono-kinéticos;* su misión sería encadenar las esferas de sensación con las pirámides motrices, bien intrafocales (recuérdese que todas las esferas sensoriales contienen fibras de proyección), ya extrafocales, ó sea residentes en otros focos motores corticales.

De la precedente doctrina se desprende, que la representación ideal obedece también al principio de la unidad funcional del cerebro, anteriormente mentado con el nombre de *unidad de sensación.* Cada idea visual correspondiente á un objeto, y no es nunca evocada á la vez en regiones simétricas de ambos hemisferios, sino en el foco de representación de uno sólo. De esta suerte ha sido evitada la duplicidad de los estados conscientes, y de esta manera el cerebro aumenta su capacidad, que resultaría harto menguada si toda idea tuviera por *substractum* dos regiones simétricas de entrambos hemisferios.

Y con esto terminamos.

Muchas cuestiones quedan sin esbozar, aún en el terreno mismo de la suposición. Tal es, por ejemplo, el mecanismo en cuya virtud ciertas representaciones visuales se almacenan en un hemisferio y otras en otro.

(1) Por ejemplo, la representación ideal de una letra del alfabeto localizada en el cerebro izquierdo proviene de una sensación visual, infinitas veces reitada y proyectada en ambas esferas visuales corticales.

No menos curioso sería averiguar por qué en el cerebro izquierdo se archivan exclusivamente todas las representaciones verbales.

No habrían de faltarnos, ciertamente, algunos intentos de explicación hipotética de semejantes polarizaciones corticales. Sin ánimo de dar una conjetura razonable, sino con el propósito de probar la posibilidad de reducir el problema á términos anatómicos, nosotros nos atreveríamos á imaginar la siguiente disposición estructural de las esferas visuales. Cada grupo isodinámico de pirámides visuales (correspondiente á los puntos idénticos de ambas retinas), ó de pirámides acústicas (correspondiente á una misma nota elemental), poseería elementos de dos especies : unos, cuyo axon va con el cuerpo calloso al hemisferio opuesto; otros, cuyo axon se arboriza en la esfera sensorial de su lado. Además, el referido grupo celular recibiría de la periferia un haz de fibras sensoriales, pero de tal suerte dispuesto, que cada célula, sin dejar de mantener conexiones con todos los conductores centrípetos consignados al grupo, entraría particularmente en contacto con un conductor especial. Ahora bien, al proyectarse la imagen mental en el cerebro, cada célula habitante en los citados grupos isodinámicos, podría pasar, á causa del azar de la impresión periférica, por dos estados, uno de máxima y otro de mínima excitación. Cuando las máximas correspondiesen á los elementos intragrupales de conexión homolateral, la total imagen se archivaría en el hemisferio de igual lado; pero cuando, por el contrario, estas máximas coincidiesen con los elementos de las pléyades isodinámicas cuyos axones cruzan la línea media, la representación mental se conservaría en el hemisferio opuesto. Explicaríase de esta suerte la debilidad de la representación con relación á la viveza y energía de la sensación : comprenderíase también el carácter fragmentario y sintético del recuerdo, que es un reflejo, pero con grandes lagunas y simplificaciones, de la imagen sensorial directa. En fin, hasta la preferente polarización de las conmemoraciones acústica y visual en el hemisferio izquierdo, podría ser resultado del predominio de las pirámides cuyo axon termina en esta mitad cerebral.

Resumamos ahora :

1.° La preferencia de la conducción nerviosa entrecruzada, sólo se observa en las vías sensoriales sensitivas y motoras centrales, ó sea en las destinadas al cerebro ; en las meramente reflejas (médula, bulbo), dominan, por lo general, los conductores homolaterales.

2.° El cruce exclusivo ó preferente se inició en la serie animal con las vías ópticas centrales y surgió de la necesidad de hacer continuas y congruentes las proyecciones ópticas centrales de los ojos lenticulares.

3.° Dicho cruzamiento óptico motivó, por acomodaciones económicas,

el de la vía motriz, tanto cerebral como cerebelosa, con el fin de corregir la citada decusación, respondiendo con reacciones motrices defensivas y preferentes por el lado de la excitación periférica.

4.° Un acomodamiento análogo ocurrió también con las vías táctiles, las del sentido muscular y acaso del oído.

5.° En los sentidos no espaciales, como el gusto y olfato, se mantuvo la disposición primitiva ó de conexión bilateral, con preferencia de las vías homolaterales.

6.° La creación del haz óptico directo, impuesta por el campo visual común, y la necesidad de la percepción del relieve en los mamíferos superiores (hombre, mono, perro, gato, etc.), no alteraron los cruzamientos ya establecidos, pues subsistió el motivo utilitario en cuya virtud se formaron, dado que también en el hombre como en los animales de visión panorámica, los objetos derechos se pintan en el cerebro izquierdo y al revés.

7.° En la construcción fundamental del cerebro sensorial y motor parecen haber imperado los siguientes principios :

a) *Unidad de función*, ó sea que cada parte de la corteza corresponda exclusivamente á un punto del espacio y nunca á dos. *b*) *Simetría concéntrica*, es decir, que cada hemisferio sea el símbolo de una mitad vertical y lateral de la superficie cutánea sensible, incluyendo en ella los sentidos y los aparatos sensibles orgánicos y musculares; así, por virtud del cruce de las vías sensoriales principales, el hemisferio derecho representa la piel y espacio izquierdos y al contrario. *c*) Las esferas sensoriales y motrices de la corteza cerebral son simétricas, pero las zonas de representación ó centros de asociación de Flechsig, son dinámicamente asimétricos. *d*) En virtud de esta asimetría y de la necesidad de poner en comunicación con un foco de representación unilateral la doble área cortical de cada sensación específica, han debido establecerse fibras comisurales inter-hemisféricas, tales como el cuerpo calloso y la comisura anterior. Por eso los animales exentos de centros de representación cerebral, ó no poseen cuerpo calloso ó lo tienen rudimentario. Por donde se ve que el espesor de esta comisura inter-hemisférica puede tomarse, salvas ciertas restricciones, como la medida de la capacidad representativa del animal. 5.° Es sumamente probable que la substancia blanca de los hemisferios contenga cuatro clases de fibras de asociación : *fibras icono-kinétecas* (las que juntan las esferas sensoriales con las motrices) ; *fibras ideo-kinéticas*, las que relacionan las esferas sensoriales con los focos motores de la vía piramidal ; *fibras icono-ideales* directas y cruzadas (las que juntan ambas mitades de cada esfera sensorial con los focos correspondientes de representación) ; *fibras inter-ideales*, las que enlazan

entre sí todas las zonas de representación ó de ideación (1). Estas últimas son, sin disputa, el camino ordinario de la asociación de ideas, del juicio y raciocinio, en suma, de la actividad mental más elevada.

8.° Según todas las probabilidades, los centros de sensación constituyen mecanismos fijos, invariables, insusceptibles ó poco capaces de mejora, y enteramente semejantes, como estructura, en todos los mamíferos; mientras que, por el contrario, los centros de asociación son mecanismos plásticos fácilmente adaptables á las exigencias del trabajo mental y susceptibles, no sólo de perfección en un mismo sujeto, sino hasta de variación de lugar dentro de la misma corteza. El centro de asociación conservaría durante los primeros años de la vida cierta relativa indiferencia de conexiones, por cuya virtud podría fácilmente cambiar la categoría de sus representaciones. Esta idea armoniza bien con las observaciones de Brissaud (2), quien considera como resultado de adaptaciones secundarias los focos verbales de la corteza, y con las de Marie (3), que defiende esta misma ausencia de preformación para el centro del lenguaje escrito, que resultaría de la diferenciación de una parte de la esfera visual y motriz.

(1) Como es natural, nosotros no damos la existencia de todas estas fibras sino á título de conjetura. Ocioso será advertir que las uniones interfocales susodichas podrían concebirse de otros modos : así, en vez de axones directos, muchas de las citadas fibras podrían ser colaterales nerviosas. Cabe igualmente imaginar que algunas de tales asociaciones, sobre todo las establecidas entre los focos próximos, se realicen, no por fibras de la substancia blanca, sino por fibras de la capa molecular, por ejemplo, por fibras ó axones brotados quizás de las células de Martinotti ó de los corpúsculos fusiformes de dicha zona.

(2) *Brissaud* : Le centre de l'agaphie et la surdomudité. *La Presse Medicale*, n° 5, 1898.

(3) *Marie* : L'evolution du langage consideré au point de vue de l'étude de l'aphasie. *Presse Medicale*, n° 109, 1897.

Madrid, Octubre, 1898.

LA PLACA FOTOGRÁFICA COMO REACTIVO QUÍMICO

POR

F. OLORIZ

Alumno de Medicina.

En el pasado verano, y bajo la inspiración de nuestro maestro Cajal, comenzamos una serie de experimentos, no acabados aún, sobre los efectos que diversos cuerpos ejercen sobre la placa fotográfica muy sensible (bromuro de plata en gelatina). Estos experimentos habían sido iniciados por Cajal, quien había observado ya, que los cortes de órganos frescos, tales como cerebro, cerebelo, médula, riñón, hígado, bazo, etc., puestos á la obscuridad en contacto con una placa, ejercen sobre ésta una acción enteramente semejante á la causada por la luz, puesto que en los puntos de contacto, los agentes reveladores desenvuelven una silueta negra, cuya intensidad varía con el tiempo de aplicación, y según la composición química de los órganos escogidos para el experimento. Por su modo de acción, distingue Cajal las diversas substancias en: 1.°, *negativas*, ó sean las que no sólo no actúan como luz, sino que impiden ó moderan la aparición de las imágenes ordinarias; 2.°, *positivas*, las que provocan, ya ennegrecimientos puros, ya enrojecimientos dicróicos en sus puntos de contacto con la placa; 3.°, y *neutras ó indiferentes*, las que ni alteran la imagen en una placa ya expuesta á la luz, ni producen ennegrecimiento en una placa virgen. Entre las substancias que poseen influencia positiva enérgica, se cuenta el tejido nervioso (la substancia gris obra más que la blanca); la tienen bastante intensa los músculos, glándulas, piel, bazo, y débil el riñón, hígado, cartílagos, etc. Como substancias de acción indiferente y á veces algo negativa, se cuentan casi todos los humores, tales como la sangre, bilis, orina, leche, sinovia, etc. La saliva obra algo positivamente. Entre las substancias de acción negativa enérgica, se cuentan muchas substancias metálicas, el bicloruro de mercurio, por ejemplo, bicromato de potasa, etc. Estas influencias, particularmente las positivas, sufrirían variaciones dependientes, ya de las diferencias de composición histoquímica de los diversos animales empleados en el experimento, ya del estado fisiológico del ór-

gano utilizado (cuantía de sangre, reposo, fatiga, comienzo de la putrefacción, etc.), ya también del tiempo de exposición de la placa á la influencia de la substancia ensayada.

El mecanismo de acción de las referidas substancias sobre la placa es todavía enigmático. Desde luego puede asegurarse que esta influencia no es de naturaleza física, sino química: los órganos obran solamente por contacto sobre la placa humedecida, y á consecuencia de la difusión de alguna substancia soluble, capaz de embeber la gelatina é impregnar los grumos de bromuro argéntico. Nada tienen que ver, pues, estos experimentos con las pretendidas acciones psíquicas que ciertos autores, influídos por creencias filosóficas más ó menos estrafalarias y místicas, han descrito recientemente (pretendida acción á distancia del cerebro, de la retina y de la mano sobre la placa fotográfica); ni con las positivas influencias de carácter físico (contacto, calor, electricidad), ya de antiguo sabidas (recuérdense los experimentos de Moser, sobre las imágenes por contacto en la obscuridad), y modernamente estudiadas por Colson (1) y otros. Las acciones físicas quedan excluídas ó pierden, en los citados experimentos de Cajal, toda importancia, puesto que los órgános calientes poseen poco más ó menos la misma acción que los fríos, los pesados que los ligeros, y además, la aplicación del órgano fresco desarrolla la misma influencia que sus jugos extraídos por presión ó maceración. En la imposibilidad de explicar el mecanismo de acción de las substancias positivas, Cajal lo compara al de la luz, calificándolas de *inductoras á la reducción*. El cambio que ellas provocan en el bromuro de plata, no es un principio de reducción, sino algo así como una perturbación molecular, eminentemente favorable á la reducción misma creada ulteriormente por los reductores habitualmente empleados en fotografía. Por esta razón, ni la substancia cerebral sola ó añadida de potasa, ni los agentes más enérgicamente positivos, como el azul de metileno ó cloruro de oro, adicionados ó no de álcali, son capaces de producir silueta alguna sin apelar á la revelación con los reductores ordinarios. En cambio, las substancias llamadas negativas destruirían ese desequilibrio molecular favorable á la reducción producida por la luz. Muchas substancias negativas, obran quizá también provocando alteraciones químicas en la placa. El bicloruro de mercurio y el bicromato de potasa, este último bien conocido de los fabricantes de placas y fotógrafos, como moderador de sensibilidad, tienen este modo de acción.

Nuestros estudios han versado de preferencia sobre las substancias de acción positiva, y han sido promovidos por el deseo de ver si mediante

(1) *R. Colson*: Communication faite á la Societé française de Photographie, 3 Dec. 1897. *Bulletin*, 1 Janvier, 1898.

experimentos efectuados con cuerpos de composición química conocida, cabía determinar la naturaleza de las substancias impresionantes de los órganos, y particularmente del tejido nervioso.

A pesar de los ensayos realizados, estamos muy lejos de haber alcanzado este *desideratum* : requiérense para ello practicar experimentos en gran escala y ensayar muchas substancias orgánicas puras que no hemos logrado proporcionarnos todavía. Incompleto y todo, publicamos, sin embargo, este pequeño trabajo, por si alguna de las reacciones fotográficas de ciertos cuerpos pudieran tener algún valor para el análisis químico cualitativo, ó ser susceptibles de alguna otra aplicación.

Técnica. — La técnica ideada al efecto por Cajal, es sencillísima. Cuando se trata de ensayar la reacción fotográfica de órganos frescos (cerebro, hígado, etc.), todo se reduce á lo siguiente : 1.° Se tomará la placa destinada á la impresión por contacto, y se sumergirá (en el cuarto obscuro, naturalmente) por uno ó dos minutos en agua destilada (la placa seca se adheriría tan fuertemente á los tejidos, que la separación ulterior de ésta sería difícil é incompleta). 2.° Se escurre el exceso de líquido durante unos cuantos segundos, y sobre la placa se colocan de plano los órganos no manchados de sangre y frescamente seccionados con una buena navaja. 3.° La placa con los órganos en contacto, se lleva á una cámara húmeda, donde permanecerá diez minutos lo menos. Este tiempo es suficiente para que la gelatina se impregne de las substancias activas que contenga la trama del órgano. 4.° Quitados los órganos de la superficie sensible, se procede á la revelación, que se verificará como de ordinario. Nosotros preferimos el revelador á la hidroquinona con potasa, por ser el más rápido y enérgico ; todo revelador, sin embargo, da buenos resultados. Cuando las substancias ensayadas son muy activas, la silueta producida es completamente negra, con matices de diversa intensidad dependientes de la distinta composición histológica del órgano aplicado.

Si las materias destinadas á la reacción de la placa son líquidas, no hará falta ni baño preliminar de ésta, ni empleo de cámara húmeda. Bastará depositar una gota en un paraje determinado de la placa (lo que se sabrá de antemano, por el trazado de un cuadrículo de igual forma de la placa donde figuren los nombres de los cuerpos ó líquidos empleados), y llevarla á la cámara húmeda por cinco á diez minutos. Todavía es preferible, á fin de lograr efectos más regulares y comparables, aplicar en vez de gotas de líquido, cuadraditos de papel secante, grueso ó doblado y embebido en el licor que se trata de ensayar. De esta suerte, se evitará la posible mezcla de gotas de diversos líquidos, lográndose también siluetas iguales en extensión y perfectamente limitadas. Dando á estos pa-

peles forma distinta enlazada nemotécnicamente con una determinada substancia, habrá todavía la ventaja de reconocer rápidamente la impresión de cada una de éstas.

Impresión causada por los tejidos orgánicos.—*a*) *Tejido nervioso.*—Conforme ha hecho notar Cajal, el tejido nervioso es el más rico en substancias impresionantes. En todos los animales ensayados, conejo, ratón, perro, gato, hombre, entre los mamíferos, y en la perdiz, pollo y palomo, entre las aves, la aplicación de cortes de cerebro, cerebelo y médula, suscita siluetas negras de grande intensidad. Existen variaciones según los animales : así, nos ha parecido que el gato impresiona más que el perro y conejo, que los animales recién nacidos impresionen menos que los adultos ; pero no estamos todavía bien seguros de esto, por no haber practicado suficiente número de experimentos comparativos.

La silueta de la substancia gris es más intensa que la de la blanca (en los animales cuyo cerebro no tiene aún mielina, estas diferencias están poco ó nada acentuadas) ; y esto se marca tanto en el cerebro como en el cerebelo y médula. En el cerebelo se nota, además, que la zona de los granos posee más actividad que la molecular.

Con ciertos reveladores viejos de hidroquinona ó con algunas fórmulas de baños reveladores del comercio, por ejemplo, la marca *L'éclair* de la casa I. Reed, la reacción es dicrómica. La silueta completa del órgano nervioso aparece intensamente roja y sobre este fondo se marca en gris la substancia de igual nombre del cerebro y cerebelo. El efecto es tan singular y tan semejante, como color y aspecto, al de un corte fresco de tejido nervioso, que quien por primera vez contemplara las siluetas, sin antecedentes del caso, creería de buena fe que se estaba en presencia de un corte macroscópico natural de substancia nerviosa ó de un dibujo de ésta exactamente coloreado y transparente. En estas figuras, el contraste entre la substancia gris y blanca es perfecto y el resto de la placa carece de color. La misma placa que da en rojo las siluetas orgánicas traduce en negro perfecto la acción de las substancias impresionantes metálicas y ciertos colores de anilina.

Las siluetas rojas son dicróicas, y en nuestro sentir, análogas á esos velos difusos que, por causas todavía no bien conocidas, aparecen algunas veces en las revelaciones ordinarias. Los especialistas en química fotográfica aseguran se trata de una combinación de la plata con la gelatina, formada en el acto de la revelación, cuando se aplican reductores viejos y alterados ó placas averiadas ; pero como en el caso actual se trata de placas frescas y el revelador sólo da el velo rojo en los puntos de contacto con determinados tejidos, es preciso admitir que en la formación de la referida substancia de color rojo, entra por algo algún princi-

pio residente en los jugos orgánicos. Por lo demás, el velo rojo lo dan también, cual más cual menos, todos los tejidos ; sin embargo, la intensidad del color varía mucho con éstos, observándose que en muchos puntos el rojo ó amarillo ceden su lugar al negro ó al gris.

La reacción del tejido nervioso ha sido también ensayada en el hombre, resultando tan enérgica ó más que en los animales. Existen también variaciones que, hoy por hoy, es imposible referir á sus causas. Sería muy interesante ver si la citada reacción disminuye en los enfermos crónicos ó se altera de alguna manera por las infecciones. Igualmente sería plausible averiguar si una pequeña placa ó película sumergida durante la vida, y por algunos minutos, en el cerebro ó en otros órganos ofrecía la misma impresión que la causada por los tejidos nuestros.

Hígado.—Actúa menos intensamente que la substancia nerviosa, y su impresión en la placa presenta á menudo aspecto granuloso. En general, la periferia de los globulillos se impresiona más que su centro, lo que podría depender de la presencia en éste del ramo de la vena supra-hepática (la sangre no impresiona). También el tejido interglomerular actúa flojamente. En algunos animales (conejo, por ejemplo), la silueta hepática exhibe un color violáceo, particularidad que no sabemos si es un hecho constante.

Riñones. — Impresionan débilmente, más débilmente que el hígado, por lo común. En general, la substancia cortical actúa más que la medular, y cuando la reacción es roja ó amarilla, esta tinta se concentra en la silueta de la región cortical, manteniéndose sólo el gris en la medular.

Bazo.—Es más activo que el riñón, produciendo un aspecto jaspeado. Los puntos más obscuros nos han parecido corresponder á los corpúsculos de Malpighio.

Páncreas, glándulas salivares, pulmón, etc.—Todos estos órganos impresionan positivamente la placa, pero con poca intensidad.

Tejido muscular.—Ensayada la lengua, el corazón y los músculos estriados comunes, ha resultado una impresión intensa tan fuerte ó casi tan fuerte como la del tejido nervioso. La trama conectiva intersticial actúa menos que los hacecillos musculares. Así en la silueta fotográfica de la lengua se marca perfectamente la dirección de los grupos de fibras musculares y el contorno del epitelio.

Piel. — El dermis obra con alguna intensidad, pero menos que los músculos. El epidermis es todavía menos activo.

Humores.—La sangre, orina, linfa, pus, leche, clara de huevo, solución de hemoglobina, bilis, etc., no tienen acción sobre la placa. Algunos humores como la sangre y la leche nos ha parecido que poseen ligera acción negativa, pues sus siluetas suelen presentar siempre menos inten-

sidad que el fondo. Por lo demás, ninguno de estos líquidos suprime la sensibilidad de la placa, que puede servir para la impresión ordinaria.

Estos hechos prueban que las impresiones enérgicamente positivas de ciertos órganos, no se deben ni á la sangre ni á la linfa, sino á substancias elaboradas por el tejido mismo y probablemente residentes en las células.

Sólo un humor se nos ha mostrado algo activo, y, en ocasiones, bastante impresionante : la saliva. Como veremos más adelante, este humor debe, verosímilmente, su poder fotogénico al tanto de sulfocianuro de potasio que contiene, pues los sulfocianuros son regularmente impresionantes.

Acción de los reductores.—Era de interés averiguar qué influencia tienen sobre la placa los agentes reductores, usados en las mismas condiciones que las materias orgánicas susodichas. El resultado ha sido completamente negativo. Ni el sulfato de hierro, ni la hidroquinina, ni el ácido pirogálico, ni el oxalato ferroso, ni el amidol, poseen acción positiva ; son indirerentes. Los álcalis, potasa, sosa, amoníaco, carbonato de potasa, etc., carecen igualmente de influencia ó la poseen negativa. El tanino es indiferente.

Substancias orgánicas. — Los alcoholes, los hidratos de carbono, los fenoles monovalentes y bivalentes, las amidas y aminas, los alcaloides vegetales, etc., carecen de acción positiva ó la tienen insignificante. Exceptúanse algunos compuestos del cianógeno como el ferrocianuro de potasio (acción débil positiva) y el cianuro de zinc, los sulfocianuros de amonio, de mercurio, etc., que la poseen bastante intensa.

Ciertos alcaloides, tales como el clorhidrato de morfina, sulfato de gelsemina, etc., ofrecen ligerísima acción positiva ; otros, como el clorhidrato de quinina, el de cinconina y singularmente el de estricnina, la presentan enérgicamente negativa. Algunos ácidos como el cítrico y oxálico la tienen ligeramente positiva.

Materias colorantes. — Hemos ensayado algunas, tanto básicas como ácidas, entre las derivadas de la hulla, y no pocas de origen vegetal. Casi todas son indiferentes (carmín, hematoxilina, ácido pícrico, hemateína, purpurina, azul de índigo, fuchina ácida, azafranina, etc.). Algo positivamente actúan la eosina, la cianina, el rojo neutro y la orceína.

En cambio, hay una substancia, el azul de metileno, que actúa con extraordinaria intensidad y en sentido positivo. Una solución al 1 por 100.000 es suficientemente activa para producir rápidamente en el baño revelador una mancha negra. Aun las soluciones tan diluídas, que, miradas por transparencia, apenas muestran ligerísimo matiz azul, son suficientemente activas para provocar ennegrecimientos de la placa.

Esta reacción parece común á todos los colorantes oxazínicos y thiazínicos, pues la presentan también las diferentes variedades del azul de metileno, como la tionina, el azul de toluídina, etc., el azul de metileno β, II β, III β, etc. En virtud de esta exquisita sensibilidad, usamos nosotros el azul de metileno en todos los ensayos como término de comparación para las substancias impresionantes. Por lo demás, esta sensibilidad, como la del cloruro de oro, etc., se revela también por lo rápido de la aparición de las siluetas en presencia de los reveladores. Así, aplicando dicho azul sobre una placa ordinaria, ya expuesta de antemano á la luz, la silueta de dicho reactivo aparecerá intantáneamente en el revelador, mientras que la imagen luminosa tardará todavía en formarse varios segundos y hasta un minuto, según el reductor utilizado.

Practicada en un animal vivo una inyección intersticial con el azul de metileno, la reacción de la placa permite comprobarlo en diversos órganos, aunque estos sean de suyo impresionantes, y esto gracias al diverso tiempo de aparición de siluetas : la causada por el azul que puede embeber el tejido aparece rapidísimamente, mientras que la propia del órgano tarda medio á un minuto en presentarse (1). Cosa análoga ocurre en los animales muertos tras la inyección de dosis más ó menos considerables de otras substancias enérgicamente impresionantes.

Substancias inorgánicas.—Hemos ensayado un gran número de reactivos : ácidos minerales, bases y sales de muchos cuerpos.

Los ácidos y las bases presentan, por lo general, acción indiferente ó negativa : algunos ácidos provocan modificaciones químicas en el bromuro argéntico suficientemente enérgicas para explicar su influencia negativa.

Las sales metálicas han mostrado, en general, una acción más acusada, pudiéndose distinguir las substancias de influencia positiva en dos grupos : intensamente impresionantes y moderadamente impresionantes.

Las *substancias de enérgica acción positiva* son : el cloruro de oro, el cloruro estannoso, el cloruro de paladio, el ácido arsenioso y arsenitos, los sulfo-cianuros. El más activo de todos es el cloruro de oro, que impresiona ya en soluciones de 1 por 10.000 y acaso en solutos más pobres todavía en reactivo.

Son *moderadamente positivas*, el sulfato cúprico, el cloruro de zinc,

(1) Acaso pudiera el método de la placa emplearse para estudiar la eliminación del azul de metileno en los enfermos tratados por este reactivo. Para ello, podría tentarse la reacción en la orina, en la cual, valiéndose de métodos químicos, han hallado algunos autores la citada materia colorante. Véase *Voisin et Mante* : Note sur l'elimination du bleu de méthylene chez les epileptiques. *Arch. de Neurol.*, n° 33, 1898.

el ácido ósmico, el cloruro de platino, los arseniatos, el acetato de plomo, etc.

Son *indiferentes* ó ligeramente negativas, la mayor parte de las sales de hierro, níquel, sodio, potasio, estroncio, rubidio, plata, etc.

Entre los de acción negativa más ó menos acentuada, hállanse los bicromatos y todos los ioduros y bromuros (de cadmio, potasio, sodio, rubidio, de estroncio, de hierro, etc.); lo que explica perfectamente el que los fotógrafos hayan empleado desde hace mucho tiempo tales cuerpos como retardadores de la aparición de la imagen ó como moderadores de la sensibilidad de las placas.

Por lo expuesto se ve, que la placa fotográfica es, sobre todo para algunas substancias de acción enérgica, un reactivo muy sensible. A pesar de ello, no sustituirá ciertamente á los reactivos que la química emplea para determinar la presencia de determinados cuerpos, pero podrá ser en algunos casos un medio coadyuvante. Para ello, habría que fijar, mejor que lo hemos hecho nosotros, las dosis activas de los diversos cuerpos, establecer una escala comparada de las intensidades correspondientes á cada reactivo, y ensayar mayor número de substancias, tareas todas que no hemos tenido todavía tiempo de emprender.

En cuanto á la naturaleza de las substancias impresionantes de los tejidos, el problema queda todavía en pie.

Nuestros trabajos autorizan solamente á sospechar que las substancias en cuestión no son verosímilmente albuminoides (éstas no parecen obrar positivamente), ni grasas (tampoco éstas poseen acción), ni fenoles, ni leucomaínas, ni ácidos orgánicos, sino quizá compuestos metálicos, acaso, en fin, combinaciones del cianógeno. Son precisas más hondas y perseverantes investigaciones para arrojar alguna claridad sobre este difícil problema.

ALGUNOS DETALLES CONCERNIENTES Á LA OLIVA SUPERIOR Y FOCOS ACÚSTICOS

POR

I. LA VILLA

Estudiante de Medicina.

I

ESTRUCTURA DE LA OLIVA ACCESORIA INTERNA SUPERIOR

La mayor parte de los autores consideran la oliva accesoria superior como un segmento de la oliva principal, con la que coincidiría en estructura y significación fisiológica. Tal es al menos lo que resulta de los recientes trabajos de Held (1) y Kölliker (2). Sin embargo, Cajal (3) señala ya en este foco la existencia de células especiales que discreparían de las de la oliva superior principal por ser mucho más grandes, poseer figura en huso y albergar un protoplasma abundante reticulado y pobre en grumos cromáticos gruesos. Estas diferencias, de las cuales hemos podido cerciorarnos por el examen de los preparados de Nissl, nos han conducido á estudiar el núcleo olivar accesorio por el método de Golgi, sirviéndonos al efecto de gatos de distintas edades, desde el recién nacido á dos meses.

He aquí los resultados obtenidos:

1.° **Células nerviosas.** — Son muy numerosas y pueden distinguirse en centrales y marginales ó periféricas.

Las centrales (fig. 1, *A*), constituyen cuatro ó seis hileras irregulares separadas por un plexo abundante de fibras nerviosas. La talla de estas cé-

(1) *H. Held*: Die centrale Gehörleitung *Arch. f. Anat. und Physiologie. Anatomische Abtheil.* 1893.

(2) *Kölliker:* Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6 Aufl. 2 Band. Leipzig. 1896, pág. 264 y siguientes.

(3) *Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, cerebelo y origen de los nervios encefálicos. Febrero, 1895. Véase la traducción aumentada de este trabajo: Beitrage zum Studium des Medulla oblongata. Leipzig, 1896.

— Estructura del protoplasma nervioso. *Revista trimestral micrográfica*, número 1, 1896.

lulas es, en efecto, mucho mayor que las de la oliva superior principal. Afectan formas varias, dominando la fusiforme y la triangular. En general, el eje mayor del soma, así como las más robustas dendritas, hállanse orientados de dentro á afuera, constituyendo series transversales ; en algunas, sin embargo, sería difícil señalar dirección dominante por suministrar cuatro y más expansiones, unas polares dirigidas á los contor-

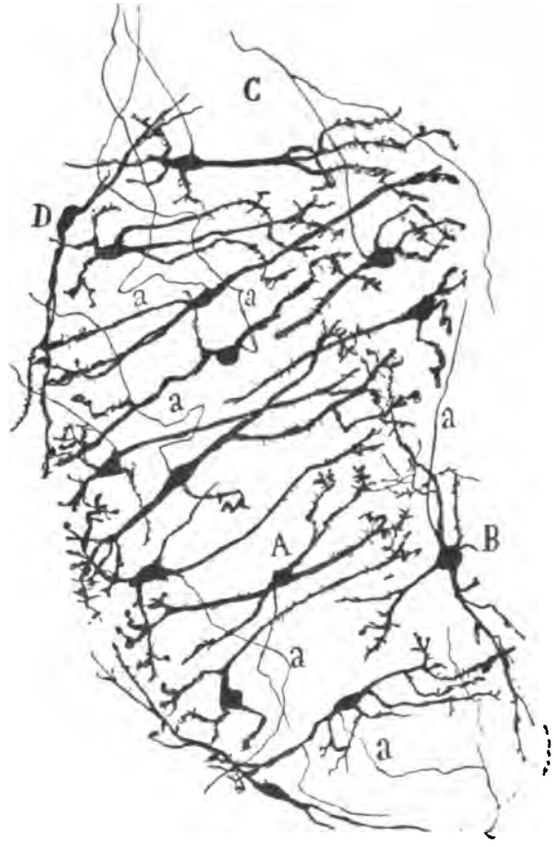


Fig. 1. — Porción anterior de la oliva accesoria superior. Coloración de las células por el método de Golgi. — A, células alargadas centrales ; B, D, células marginales ó periféricas ; C, porción posterior del ganglio no dibujada ; *a*, axones.

nos interno y externo del foco, otras intermediarias ramificadas en el espesor. Aunque la posición y dirección de estas prolongaciones es muy varia, puede decirse que en su inmensa mayoría tienden á concentrarse en las fronteras interna y externa de este foco.

Las dendritas de los corpúsculos que estudiamos, son notablemente gruesas, y en cuanto se dividen una ó dos veces, muestran un rasgo ca-

racterístico que permite reconocerlas al primer golpe de vista ; éste consiste en la producción de una arborización de ramas cortas (fig. 1 y 2, *A*) de contornos ásperos, como desgarrados, que recuerdan las arborizaciones de las fibras musgosas de Cajal ó los grumos terminales de las fibras acústicas halladas por Held en el ganglio ventral del nervio coclear. Hay, sin embargo, otras disposiciones menos típicas, no faltando ramas polares que se resuelven en un penacho de ramitos delgados y divergentes y cubiertos de apéndices espinosos. Las espinas existen en toda la superficie de la célula, con la diferencia de que en el soma son cortas, redondeadas y semejantes á excrecencias ó rugosidades, mientras que en las dendritas, y particularmente en las delgadas, se prolongan mucho más y aun se ramifican dicotómicamente varias veces.

El axon es robusto, procede ya del soma, ya de una dendrita (fig. 1, *a*), cruza en diversidad de direcciones por el ganglio, al cual suministra una ó dos colaterales ramificadas en el espesor de éste, y gana finalmente la substancia blanca fronteriza para perderse en ella definitivamente. Hay axones que se dirigen hacia adelante é ingresan en la substancia blanca del ganglio del cuerpo trapezoide ó del pre-olivar de Cajal : otros marchan hacia atrás y afuera ; pero nos ha parecido que la inmensa mayoría de los mismos, después de un trayecto intra-ganglionar antero-posterior dirígense hacia adentro y atrás, constituyendo por el lado dorsal del foco que estudiamos, una vía vertical diseminada en la substancia reticular. No pocos axones, antes de arribar á este paraje, trazan una curva en la frontera interna del ganglio ; otros lo cruzan por más afuera, describiendo algunas revueltas ; pero todos sin excepción, van á la substancia blanca vecina.

Por lo demás, el paradero ulterior de dichos axones no puede determinarse ni en las preparaciones de Golgi ni en las de Weigert. Sin embargo, nosotros nos inclinamos á creer que, en su mayor parte, reunidos con los del resto de la oliva, forman una vía refleja bulbar ascendente y descendente. Esto no excluye otras conexiones. Acaso algunos axones vayan, como quieren Held y Kölliker, al mango de la oliva, y mediante éste al foco del motor ocular externo ; tal vez otros ingresen en el lemnisco externo. De todos modos, en nuestros preparados era imposible seguir dichas fibras hasta estas últimas vías, por lo cual, la figura que Held nos da de un axon de la oliva accesoria ingresado en el mango de la oliva superior, téngola por un esquema.

Las células marginales son fusiformes ó estrelladas, y constituyen una capa delgada y discontinua extendida en torno de la oliva accesoria : sus dendritas largas y muy ramificadas no tienen las asperezas de las expansiones emanadas de los corpúsculos centrales, y se sitúan en los plexos de

fibras nerviosas finas que rodean el ganglio. En cuanto al axon, sigue un curso tangencial, marchando ya hacia atrás, ya hacia adelante, sin que hayamos podido fijar su paradero (fig. 1, *B*, *D*).

Nidos pericelulares.—Cuando se examinan preparaciones del ganglio accesorio, provenientes del gato de veinte días en adelante, es decir, de una edad en que ya puede estimarse acabada ó casi acabada la evolución de las fibras nerviosas, la reacción de Golgi revela á menudo una disposición singular. En torno de algunos corpúsculos no coloreados nótase un plexo de fibras nerviosas extraordinariamente tupido y tan íntimamente aplicado al protoplasma, que á primera vista se tomaría como una membrana pericelular. Un examen atento revela, sin ningún género de duda,

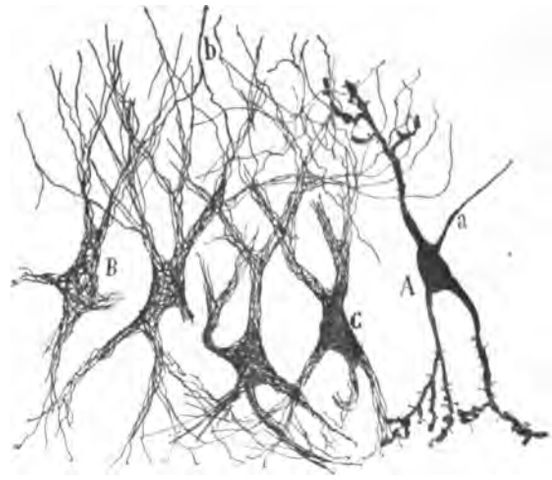


Fig. 2. — Nidos pericelulares de la oliva superior accesoria del gato de dos meses. A, célula coloreada en negro ; B, plexo pericelular ; C, un plexo en que las mallas aparecen obstruídas por precipitado de cromato argéntico ; *a*, axon ; *b*, colaterales del cuerpo trapezoide.

que se trata aquí de uno de esos nidos pericelulares aplanados que nuestro maestro Cajal descubrió en el núcleo rojo, en las células del ganglio de Deiters, y que recientemente ha descrito también Held en este núcleo y en el ganglio ventral del acústico (1).

El aspecto del plexo varía en las distintas partes de la célula : Al nivel del cuerpo y arranque de las gruesas expansiones, es tupidísimo, hallándose los trabéculos nerviosos tan próximos, que, á menudo, el cromato de plata los impregna al mismo tiempo que al cemento separatorio.

(1) *Held* : Beitrage zur Structor des Nervenzellen und ihrer Fortsätze 3.° Abhandlung., 1897. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*

Por lo cual, es frecuente observar que, por consecuencia de estos depósitos interfibrilares, una parte del plexo semeja una costra continua pericelular de color pardo, en la cual acá y allá destacan los relieves de las gruesas fibras del plexo. Es muy posible que esas costras de supuesta neurokeratina que Golgi (1) señala en torno de algunas células, correspondan también á plexos nerviosos pericelulares convertidos en membrana, á consecuencia de la obstrucción de las mallas, es decir, por haber el cromato de plata teñido con igual intensidad los trabéculos nerviosos y el cemento en que se hallan incluídos. Hay células, sin embargo, en que la disposición plexiforme se marca perfectamente, gracias á la selección perfecta del cromato de plata por las fibrillas nerviosas. En estos plexos, es donde puede repararse que los trabéculos se cruzan en diversos ángulos, que se ramifican en muchos puntos y que las ramillas resultantes son notablemente varicosas.

Al nivel de los tallos, el plexo se aclara y la coalescencia de las fibras causada por depósitos intercalares sobreviene rarísima vez ; al propio tiempo, los trabéculos se hacen en gran parte paralelos á dichas dendritas y ofrecen mayor lisura de contorno (fig. 2). Por último, al llegar las fibras nerviosas á las ramificaciones dendríticas secundarias y terciarias, aumentan de espesor, se hacen cada vez más raras, y, abandonando las prolongaciones protoplásmicas, van á perderse en la periferia de la oliva (bordes interno y externo).

¿De dónde vienen las fibras productoras de este plexo? Indubitablemente de las colaterales del cuerpo trapezoide. Estas colaterales poseen ya vaina de mielina cuando los citados nidos aparecen, y por esta razón el cromato de plata no permite seguirlas en el gato de un mes hasta sus tallos de origen ; pero este perseguimiento se hace muy bien en el gato recién nacido, como han probado Held, Kölliker y Cajal, quienes han establecido que, por lo menos la mayoría de tales fibras, emana del citado cuerpo trapezoide, del cual representan ramas colaterales. Por lo demás, si dichos sabios no han descrito los nidos á que nos referimos, ello proviene de haber examinado animales demasiado jóvenes en donde dichos plexos hállanse en fase embrionaria. En nuestro sentir, los nidos comienzan á formarse solamente desde el vigésimo ó vigésimo cuarto día en adelante ; antes de esta fecha, las fibras que han de constituirlo hállanse irregularmente distribuídas entre las células, engendrando un plexo intersticial informe, en el cual faltan todavía los últimos ramillos pericelulares.

Cada nido resulta de la arborización, no de una, sino de muchas fibras

(1) C. Golgi : *Monitore zoologico italiano*, n° 5, 1898.

nerviosas. Estas forman dos corrientes, interna y externa, cada una de las cuales aborda primeramente las más finas dendritas intensas ó extensas, pasando luego á las gruesas expansiones y soma. Al nivel de la bifurcación de las dendritas, algunas fibrillas nerviosas se dividen también pasando sus ramas, ya al soma, ya á expansiones vecinas. No es raro observar que, antes de entrar en el plexo peridendrítico, las fibras aferentes se ramifican, suministrando ramos á varios nidos.

La rareza de las fibras en las finas expansiones, y sobre todo en los penachos protoplásmicos terminales, sugiere la idea de que esta parte del aparato colector se relaciona quizá con otras fibras nerviosas, acaso con colaterales llegadas de la substancia reticular ó de otros focos nerviosos. Este punto exige nuevas investigaciones.

Además de los nidos nerviosos que acabamos de exponer, toda la periferia de la oliva superior accesoria, hállase rodeada de un plexo de fibras finas varicosas, que parecen envolver las células marginales, y cuya procedencia no hemos podido establecer, aunque creemos se trata también de arborizaciones de colaterales del cuerpo trapezoide.

Este plexo aparece singularmente apretado detrás y por fuera de este foco, así como en el lado dorsal de la oliva principal, donde se ve también un acúmulo irregular de corpúsculos nerviosos, ordinariamente más pequeños que los de la substancia reticular del bulbo.

Este acúmulo celular, no siempre bien demarcado, forma *pendant* en el lado dorsal de la oliva con el mucho más extenso señalado por Cajal, delante de la misma (núcleo semilunar). Pero de todos modos, nuestros estudios sobre el citado acúmulo celular, no son suficientemente precisos para autorizarnos aún á designarlo con un nombre especial.

Para dar remate á este breve bosquejo de la anatomía de la oliva accesoria, mencionaremos todavía: 1.°, la existencia de multitud de hacecillos nerviosos de paso, orientados transversalmente y más abundantes en la mitad ventral que en la dorsal de este ganglio, hacecillos que parecen desprovistos de colaterales y se continúan con fibras del cuerpo trapezoide; y 2.°, la presencia de algunos corpúsculos de neuroglia de la variedad de cortas radiaciones y provistos de apéndices irregulares y adornados de multitud de excrecencias colaterales, más ó menos varicosas y penniformes.

un impulso de superior energía, el cual desciende por la vía piramidal. Pero precisamente por esa superior intensidad de la onda es de presumir que ésta no fluya sólo por las colaterales, sino que se propague además por las terminales, y descienda por tanto á determinados focos motores del bulbo y de la médula. En tal caso, pues, cada serie de focos motores adscritos á un especial movimiento, recibiría dos impulsos : el cerebeloso ó indirecto y el directo ó de la vía piramidal; con cuya doble influencia la célula motriz acrecentará la energía de sus descargas y se determinarían movimientos de gran precisión y fuerza.

Veamos ahora lo que puede ocurrir en condiciones patológicas, por ejemplo, cuando la vía piramidal se interrumpe; pero antes es preciso recordar un principio más ó menos tácitamente supuesto por varios autores (Pierret, Marquez, Sternberg, etc.), á saber : la tensión de la onda nerviosa y, por tanto, el tono de las neuronas aumenta en todos los anillos de la cadena de conducción situados detrás de la lesión ó interrupción de las vías nerviosas. Por tanto, el resultado de la destrucción intracerebral de la vía piramidal ó de sus células de origen será una parálisis completa y blanda, porque habrá desaparecido la doble influencia ejercida por el cerebro sobre el cerebelo y médula, es decir, la excitación voluntaria y la corriente refleja. El tono motor mismo disminuiría notablemente, pues si bien es verdad que éste depende principalmente del cerebelo, cuyas vías inferiores no han sufrido menoscabo, no hay que olvidar que el excitador principal de esta actividad tónica cerebelosa es la corriente llegada del cerebro. El aumento de los reflejos será simple consecuencia del exceso de corriente sensitiva no absorbida por el cerebro, ni por consiguiente, reflejada en reacciones motrices voluntarias. Y aunque es cierto que el camino de la excitación sensitiva hasta el cerebro, puede mantenerse indemne en la hemorragia cerebral, siempre resultaría una gran restricción del campo de difusión de aquélla, dado que se hallarán cortadas las fibras piramidales por donde se refleja, ya transformado en motor, el impulso sensitivo.

Lo mismo ocurrirá cuando la interrupcion de la vía piramidal sobrevenga en la médula, sólo que aquí, como la vía cerebelosa se mantiene, no habrá verdadera parálisis, pero sí espasmos y contracturas. El predominio de estos fenómenos de hipertonia se explica recordando que ahora, por restricción del campo de expansión del impulso voluntario, se producirá exceso de acción tónica del cerebelo, puesto que la corriente motriz, en estado normal derivada por las dos vías motrices, se propagará íntegra por las colaterales pontales al cerebelo, órgano del tono muscular. La colaboración de éste será excesiva, precisamente por recibir superabundancia de estímulo voluntario.

nerviosas. Estas forman dos corrientes, interna y externa, cada una de las cuales aborda primeramente las más finas dendritas intensas ó extensas, pasando luego á las gruesas expansiones y soma. Al nivel de la bifurcación de las dendritas, algunas fibrillas nerviosas se dividen también pasando sus ramas, ya al soma, ya á expansiones vecinas. No es raro observar que, antes de entrar en el plexo peridendrítico, las fibras aferentes se ramifican, suministrando ramos á varios nidos.

La rareza de las fibras en las finas expansiones, y sobre todo en los penachos protoplásmicos terminales, sugiere la idea de que esta parte del aparato colector se relaciona quizá con otras fibras nerviosas, acaso con colaterales llegadas de la substancia reticular ó de otros focos nerviosos. Este punto exige nuevas investigaciones.

Además de los nidos nerviosos que acabamos de exponer, toda la periferia de la oliva superior accesoria, hállase rodeada de un plexo de fibras finas varicosas, que parecen envolver las células marginales, y cuya procedencia no hemos podido establecer, aunque creemos se trata también de arborizaciones de colaterales del cuerpo trapezoide.

Este plexo aparece singularmente apretado detrás y por fuera de este foco, así como en el lado dorsal de la oliva principal, donde se ve también un acúmulo irregular de corpúsculos nerviosos, ordinariamente más pequeños que los de la substancia reticular del bulbo.

Este acúmulo celular, no siempre bien demarcado, forma *pendant* en el lado dorsal de la oliva con el mucho más extenso señalado por Cajal, delante de la misma (núcleo semilunar). Pero de todos modos, nuestros estudios sobre el citado acúmulo celular, no son suficientemente precisos para autorizarnos aún á designarlo con un nombre especial.

Para dar remate á este breve bosquejo de la anatomía de la oliva accesoria, mencionaremos todavía: 1.°, la existencia de multitud de hacecillos nerviosos de paso, orientados transversalmente y más abundantes en la mitad ventral que en la dorsal de este ganglio, hacecillos que parecen desprovistos de colaterales y se continúan con fibras del cuerpo trapezoide; y 2.°, la presencia de algunos corpúsculos de neuroglia de la variedad de cortas radiaciones y provistos de apéndices irregulares y adornados de multitud de excrecencias colaterales, más ó menos varicosas y penniformes.

un impulso de superior energía, el cual desciende por la vía piramidal. Pero precisamente por esa superior intensidad de la onda es de presumir que ésta no fluya sólo por las colaterales, sino que se propague además por las terminales, y descienda por tanto á determinados focos motores del bulbo y de la médula. En tal caso, pues, cada serie de focos motores adscritos á un especial movimiento, recibiría dos impulsos : el cerebeloso ó indirecto y el directo ó de la vía piramidal; con cuya doble influencia la célula motriz acrecentará la energía de sus descargas y se determinarían movimientos de gran precisión y fuerza.

Veamos ahora lo que puede ocurrir en condiciones patológicas, por ejemplo, cuando la vía piramidal se interrumpe; pero antes es preciso recordar un principio más ó menos tácitamente supuesto por varios autores (Pierret, Marquez, Sternberg, etc.), á saber: la tensión de la onda nerviosa y, por tanto, el tono de las neuronas aumenta en todos los anillos de la cadena de conducción situados detrás de la lesión ó interrupción de las vías nerviosas. Por tanto, el resultado de la destrucción intracerebral de la vía piramidal ó de sus células de origen será una parálisis completa y blanda, porque habrá desaparecido la doble influencia ejercida por el cerebro sobre el cerebelo y médula, es decir, la excitación voluntaria y la corriente refleja. El tono motor mismo disminuiría notablemente, pues si bien es verdad que éste depende principalmente del cerebelo, cuyas vías inferiores no han sufrido menoscabo, no hay que olvidar que el excitador principal de esta actividad tónica cerebelosa es la corriente llegada del cerebro. El aumento de los reflejos será simple consecuencia del exceso de corriente sensitiva no absorbida por el cerebro, ni por consiguiente, reflejada en reacciones motrices voluntarias. Y aunque es cierto que el camino de la excitación sensitiva hasta el cerebro, puede mantenerse indemne en la hemorragia cerebral, siempre resultaría una gran restricción del campo de difusión de aquélla, dado que se hallarán cortadas las fibras piramidales por donde se refleja, ya transformado en motor, el impulso sensitivo.

Lo mismo ocurrirá cuando la interrupcion de la vía piramidal sobrevenga en la médula, sólo que aquí, como la vía cerebelosa se mantiene, no habrá verdadera parálisis, pero sí espasmos y contracturas. El predominio de estos fenómenos de hipertonia se explica recordando que ahora, por restricción del campo de expansión del impulso voluntario, se producirá exceso de acción tónica del cerebelo, puesto que la corriente motriz, en estado normal derivada por las dos vías motrices, se propagará íntegra por las colaterales pontales al cerebelo, órgano del tono muscular. La colaboración de éste será excesiva, precisamente por recibir superabundancia de estímulo voluntario.

nerviosas. Estas forman dos corrientes, interna y externa, cada una de las cuales aborda primeramente las más finas dendritas intensas ó extensas, pasando luego á las gruesas expansiones y soma. Al nivel de la bifurcación de las dendritas, algunas fibrillas nerviosas se dividen también pasando sus ramas, ya al soma, ya á expansiones vecinas. No es raro observar que, antes de entrar en el plexo peridendrítico, las fibras aferentes se ramifican, suministrando ramos á varios nidos.

La rareza de las fibras en las finas expansiones, y sobre todo en los penachos protoplásmicos terminales, sugiere la idea de que esta parte del aparato colector se relaciona quizá con otras fibras nerviosas, acaso con colaterales llegadas de la substancia reticular ó de otros focos nerviosos. Este punto exige nuevas investigaciones.

Además de los nidos nerviosos que acabamos de exponer, toda la periferia de la oliva superior accesoria, hállase rodeada de un plexo de fibras finas varicosas, que parecen envolver las células marginales, y cuya procedencia no hemos podido establecer, aunque creemos se trata también de arborizaciones de colaterales del cuerpo trapezoide.

Este plexo aparece singularmente apretado detrás y por fuera de este foco, así como en el lado dorsal de la oliva principal, donde se ve también un acúmulo irregular de corpúsculos nerviosos, ordinariamente más pequeños que los de la substancia reticular del bulbo.

Este acúmulo celular, no siempre bien demarcado, forma *pendant* en el lado dorsal de la oliva con el mucho más extenso señalado por Cajal, delante de la misma (núcleo semilunar). Pero de todos modos, nuestros estudios sobre el citado acúmulo celular, no son suficientemente precisos para autorizarnos aún á designarlo con un nombre especial.

Para dar remate á este breve bosquejo de la anatomía de la oliva accesoria, mencionaremos todavía: 1.°, la existencia de multitud de hacecillos nerviosos de paso, orientados transversalmente y más abundantes en la mitad ventral que en la dorsal de este ganglio, hacecillos que parecen desprovistos de colaterales y se continúan con fibras del cuerpo trapezoide ; y 2.°, la presencia de algunos corpúsculos de neuroglia de la variedad de cortas radiaciones y provistos de apéndices irregulares y adornados de multitud de excrecencias colaterales, más ó menos varicosas y penniformes.

un impulso de superior energía, el cual desciende por la vía piramidal. Pero precisamente por esa superior intensidad de la onda es de presumir que ésta no fluya sólo por las colaterales, sino que se propague además por las terminales, y descienda por tanto á determinados focos motores del bulbo y de la médula. En tal caso, pues, cada serie de focos motores adscritos á un especial movimiento, recibiría dos impulsos : el cerebeloso ó indirecto y el directo ó de la vía piramidal; con cuya doble influencia la célula motriz acrecentará la energía de sus descargas y se determinarían movimientos de gran precisión y fuerza.

Veamos ahora lo que puede ocurrir en condiciones patológicas, por ejemplo, cuando la vía piramidal se interrumpe; pero antes es preciso recordar un principio más ó menos tácitamente supuesto por varios autores (Pierret, Marquez, Sternberg, etc.), á saber : la tensión de la onda nerviosa y, por tanto, el tono de las neuronas aumenta en todos los anillos de la cadena de conducción situados detrás de la lesión ó interrupción de las vías nerviosas. Por tanto, el resultado de la destrucción intracerebral de la vía piramidal ó de sus células de origen será una parálisis completa y blanda, porque habrá desaparecido la doble influencia ejercida por el cerebro sobre el cerebelo y médula, es decir, la excitación voluntaria y la corriente refleja. El tono motor mismo disminuiría notablemente, pues si bien es verdad que éste depende principalmente del cerebelo, cuyas vías inferiores no han sufrido menoscabo, no hay que olvidar que el excitador principal de esta actividad tónica cerebelosa es la corriente llegada del cerebro. El aumento de los reflejos será simple consecuencia del exceso de corriente sensitiva no absorbida por el cerebro, ni por consiguiente, reflejada en reacciones motrices voluntarias. Y aunque es cierto que el camino de la excitación sensitiva hasta el cerebro, puede mantenerse indemne en la hemorragia cerebral, siempre resultaría una gran restricción del campo de difusión de aquélla, dado que se hallarán cortadas las fibras piramidales por donde se refleja, ya transformado en motor, el impulso sensitivo.

Lo mismo ocurrirá cuando la interrupcion de la vía piramidal sobrevenga en la médula, sólo que aquí, como la vía cerebelosa se mantiene, no habrá verdadera parálisis, pero sí espasmos y contracturas. El predominio de estos fenómenos de hipertonia se explica recordando que ahora, por restricción del campo de expansión del impulso voluntario, se producirá exceso de acción tónica del cerebelo, puesto que la corriente motriz, en estado normal derivada por las dos vías motrices, se propagará íntegra por las colaterales pontales al cerebelo, órgano del tono muscular. La colaboración de éste será excesiva, precisamente por recibir superabundancia de estímulo voluntario.

nerviosas. Estas forman dos corrientes, interna y externa, cada una de las cuales aborda primeramente las más finas dendritas intensas ó extensas, pasando luego á las gruesas expansiones y soma. Al nivel de la bifurcación de las dendritas, algunas fibrillas nerviosas se dividen también pasando sus ramas, ya al soma, ya á expansiones vecinas. No es raro observar que, antes de entrar en el plexo peridendrítico, las fibras aferentes se ramifican, suministrando ramos á varios nidos.

La rareza de las fibras en las finas expansiones, y sobre todo en los penachos protoplásmicos terminales, sugiere la idea de que esta parte del aparato colector se relaciona quizá con otras fibras nerviosas, acaso con colaterales llegadas de la substancia reticular ó de otros focos nerviosos. Este punto exige nuevas investigaciones.

Además de los nidos nerviosos que acabamos de exponer, toda la periferia de la oliva superior accesoria, hállase rodeada de un plexo de fibras finas varicosas, que parecen envolver las células marginales, y cuya procedencia no hemos podido establecer, aunque creemos se trata también de arborizaciones de colaterales del cuerpo trapezoide.

Este plexo aparece singularmente apretado detrás y por fuera de este foco, así como en el lado dorsal de la oliva principal, donde se ve también un acúmulo irregular de corpúsculos nerviosos, ordinariamente más pequeños que los de la substancia reticular del bulbo.

Este acúmulo celular, no siempre bien demarcado, forma *pendant* en el lado dorsal de la oliva con el mucho más extenso señalado por Cajal, delante de la misma (núcleo semilunar). Pero de todos modos, nuestros estudios sobre el citado acúmulo celular, no son suficientemente precisos para autorizarnos aún á designarlo con un nombre especial.

Para dar remate á este breve bosquejo de la anatomía de la oliva accesoria, mencionaremos todavía: 1.°, la existencia de multitud de hacecillos nerviosos de paso, orientados transversalmente y más abundantes en la mitad ventral que en la dorsal de este ganglio, hacecillos que parecen desprovistos de colaterales y se continúan con fibras del cuerpo trapezoide; y 2.°, la presencia de algunos corpúsculos de neuroglia de la variedad de cortas radiaciones y provistos de apéndices irregulares y adornados de multitud de excrecencias colaterales, más ó menos varicosas y penniformes.

un impulso de superior energía, el cual desciende por la vía piramidal. Pero precisamente por esa superior intensidad de la onda es de presumir que ésta no fluya sólo por las colaterales, sino que se propague además por las terminales, y descienda por tanto á determinados focos motores del bulbo y de la médula. En tal caso, pues, cada serie de focos motores adscritos á un especial movimiento, recibiría dos impulsos : el cerebeloso ó indirecto y el directo ó de la vía piramidal; con cuya doble influencia la célula motriz acrecentará la energía de sus descargas y se determinarían movimientos de gran precisión y fuerza.

Veamos ahora lo que puede ocurrir en condiciones patológicas, por ejemplo, cuando la vía piramidal se interrumpe; pero antes es preciso recordar un principio más ó menos tácitamente supuesto por varios autores (Pierret, Marquez, Sternberg, etc.), á saber : la tensión de la onda nerviosa y, por tanto, el tono de las neuronas aumenta en todos los anillos de la cadena de conducción situados detrás de la lesión ó interrupción de las vías nerviosas. Por tanto, el resultado de la destrucción intracerebral de la vía piramidal ó de sus células de origen será una parálisis completa y blanda, porque habrá desaparecido la doble influencia ejercida por el cerebro sobre el cerebelo y médula, es decir, la excitación voluntaria y la corriente refleja. El tono motor mismo disminuiría notablemente, pues si bien es verdad que éste depende principalmente del cerebelo, cuyas vías inferiores no han sufrido menoscabo, no hay que olvidar que el excitador principal de esta actividad tónica cerebelosa es la corriente llegada del cerebro. El aumento de los reflejos será simple consecuencia del exceso de corriente sensitiva no absorbida por el cerebro, ni por consiguiente, reflejada en reacciones motrices voluntarias. Y aunque es cierto que el camino de la excitación sensitiva hasta el cerebro, puede mantenerse indemne en la hemorragia cerebral, siempre resultaría una gran restricción del campo de difusión de aquélla, dado que se hallarán cortadas las fibras piramidales por donde se refleja, ya transformado en motor, el impulso sensitivo.

Lo mismo ocurrirá cuando la interrupcion de la vía piramidal sobrevenga en la médula, sólo que aquí, como la vía cerebelosa se mantiene, no habrá verdadera parálisis, pero sí espasmos y contracturas. El predominio de estos fenómenos de hipertonia se explica recordando que ahora, por restricción del campo de expansión del impulso voluntario, se producirá exceso de acción tónica del cerebelo, puesto que la corriente motriz, en estado normal derivada por las dos vías motrices, se propagará íntegra por las colaterales pontales al cerebelo, órgano del tono muscular. La colaboración de éste será excesiva, precisamente por recibir superabundancia de estímulo voluntario.

nerviosas. Estas forman dos corrientes, interna y externa, cada una de las cuales aborda primeramente las más finas dendritas intensas ó extensas, pasando luego á las gruesas expansiones y soma. Al nivel de la bifurcación de las dendritas, algunas fibrillas nerviosas se dividen también pasando sus ramas, ya al soma, ya á expansiones vecinas. No es raro observar que, antes de entrar en el plexo peridendrítico, las fibras aferentes se ramifican, suministrando ramos á varios nidos.

La rareza de las fibras en las finas expansiones, y sobre todo en los penachos protoplásmicos terminales, sugiere la idea de que esta parte del aparato colector se relaciona quizá con otras fibras nerviosas, acaso con colaterales llegadas de la substancia reticular ó de otros focos nerviosos. Este punto exige nuevas investigaciones.

Además de los nidos nerviosos que acabamos de exponer, toda la periferia de la oliva superior accesoria, hállase rodeada de un plexo de fibras finas varicosas, que parecen envolver las células marginales, y cuya procedencia no hemos podido establecer, aunque creemos se trata también de arborizaciones de colaterales del cuerpo trapezoide.

Este plexo aparece singularmente apretado detrás y por fuera de este foco, así como en el lado dorsal de la oliva principal, donde se ve también un acúmulo irregular de corpúsculos nerviosos, ordinariamente más pequeños que los de la substancia reticular del bulbo.

Este acúmulo celular, no siempre bien demarcado, forma *pendant* en el lado dorsal de la oliva con el mucho más extenso señalado por Cajal, delante de la misma (núcleo semilunar). Pero de todos modos, nuestros estudios sobre el citado acúmulo celular, no son suficientemente precisos para autorizarnos aún á designarlo con un nombre especial.

Para dar remate á este breve bosquejo de la anatomía de la oliva accesoria, mencionaremos todavía: 1.°, la existencia de multitud de hacecillos nerviosos de paso, orientados transversalmente y más abundantes en la mitad ventral que en la dorsal de este ganglio, hacecillos que parecen desprovistos de colaterales y se continúan con fibras del cuerpo trapezoide; y 2.°, la presencia de algunos corpúsculos de neuroglia de la variedad de cortas radiaciones y provistos de apéndices irregulares y adornados de multitud de excrecencias colaterales, más ó menos varicosas y penniformes.

un impulso de superior energía, el cual desciende por la vía piramidal. Pero precisamente por esa superior intensidad de la onda es de presumir que ésta no fluya sólo por las colaterales, sino que se propague además por las terminales, y descienda por tanto á determinados focos motores del bulbo y de la médula. En tal caso, pues, cada serie de focos motores adscritos á un especial movimiento, recibiría dos impulsos : el cerebeloso ó indirecto y el directo ó de la vía piramidal; con cuya doble influencia la célula motriz acrecentará la energía de sus descargas y se determinarían movimientos de gran precisión y fuerza.

Veamos ahora lo que puede ocurrir en condiciones patológicas, por ejemplo, cuando la vía piramidal se interrumpe; pero antes es preciso recordar un principio más ó menos tácitamente supuesto por varios autores (Pierret, Marquez, Sternberg, etc.), á saber : la tensión de la onda nerviosa y, por tanto, el tono de las neuronas aumenta en todos los anillos de la cadena de conducción situados detrás de la lesión ó interrupción de las vías nerviosas. Por tanto, el resultado de la destrucción intracerebral de la vía piramidal ó de sus células de origen será una parálisis completa y blanda, porque habrá desaparecido la doble influencia ejercida por el cerebro sobre el cerebelo y médula, es decir, la excitación voluntaria y la corriente refleja. El tono motor mismo disminuiría notablemente, pues si bien es verdad que éste depende principalmente del cerebelo, cuyas vías inferiores no han sufrido menoscabo, no hay que olvidar que el excitador principal de esta actividad tónica cerebelosa es la corriente llegada del cerebro. El aumento de los reflejos será simple consecuencia del exceso de corriente sensitiva no absorbida por el cerebro, ni por consiguiente, reflejada en reacciones motrices voluntarias. Y aunque es cierto que el camino de la excitación sensitiva hasta el cerebro, puede mantenerse indemne en la hemorragia cerebral, siempre resultaría una gran restricción del campo de difusión de aquélla, dado que se hallarán cortadas las fibras piramidales por donde se refleja, ya transformado en motor, el impulso sensitivo.

Lo mismo ocurrirá cuando la interrupcion de la vía piramidal sobrevenga en la médula, sólo que aquí, como la vía cerebelosa se mantiene, no habrá verdadera parálisis, pero sí espasmos y contracturas. El predominio de estos fenómenos de hipertonia se explica recordando que ahora, por restricción del campo de expansión del impulso voluntario, se producirá exceso de acción tónica del cerebelo, puesto que la corriente motriz, en estado normal derivada por las dos vías motrices, se propagará íntegra por las colaterales pontales al cerebelo, órgano del tono muscular. La colaboración de éste será excesiva, precisamente por recibir superabundancia de estímulo voluntario.

nerviosas. Estas forman dos corrientes, interna y externa, cada una de las cuales aborda primeramente las más finas dendritas intensas ó extensas, pasando luego á las gruesas expansiones y soma. Al nivel de la bifurcación de las dendritas, algunas fibrillas nerviosas se dividen también pasando sus ramas, ya al soma, ya á expansiones vecinas. No es raro observar que, antes de entrar en el plexo peridendrítico, las fibras aferentes se ramifican, suministrando ramos á varios nidos.

La rareza de las fibras en las finas expansiones, y sobre todo en los penachos protoplásmicos terminales, sugiere la idea de que esta parte del aparato colector se relaciona quizá con otras fibras nerviosas, acaso con colaterales llegadas de la substancia reticular ó de otros focos nerviosos. Este punto exige nuevas investigaciones.

Además de los nidos nerviosos que acabamos de exponer, toda la periferia de la oliva superior accesoria, hállase rodeada de un plexo de fibras finas varicosas, que parecen envolver las células marginales, y cuya procedencia no hemos podido establecer, aunque creemos se trata también de arborizaciones de colaterales del cuerpo trapezoide.

Este plexo aparece singularmente apretado detrás y por fuera de este foco, así como en el lado dorsal de la oliva principal, donde se ve también un acúmulo irregular de corpúsculos nerviosos, ordinariamente más pequeños que los de la substancia reticular del bulbo.

Este acúmulo celular, no siempre bien demarcado, forma *pendant* en el lado dorsal de la oliva con el mucho más extenso señalado por Cajal, delante de la misma (núcleo semilunar). Pero de todos modos, nuestros estudios sobre el citado acúmulo celular, no son suficientemente precisos para autorizarnos aún á designarlo con un nombre especial.

Para dar remate á este breve bosquejo de la anatomía de la oliva accesoria, mencionaremos todavía: 1.°, la existencia de multitud de hacecillos nerviosos de paso, orientados transversalmente y más abundantes en la mitad ventral que en la dorsal de este ganglio, hacecillos que parecen desprovistos de colaterales y se continúan con fibras del cuerpo trapezoide; y 2.°, la presencia de algunos corpúsculos de neuroglia de la variedad de cortas radiaciones y provistos de apéndices irregulares y adornados de multitud de excrecencias colaterales, más ó menos varicosas y penniformes.

un impulso de superior energía, el cual desciende por la vía piramidal. Pero precisamente por esa superior intensidad de la onda es de presumir que ésta no fluya sólo por las colaterales, sino que se propague además por las terminales, y descienda por tanto á determinados focos motores del bulbo y de la médula. En tal caso, pues, cada serie de focos motores adscritos á un especial movimiento, recibiría dos impulsos : el cerebeloso ó indirecto y el directo ó de la vía piramidal; con cuya doble influencia la célula motriz acrecentará la energía de sus descargas y se determinarían movimientos de gran precisión y fuerza.

Veamos ahora lo que puede ocurrir en condiciones patológicas, por ejemplo, cuando la vía piramidal se interrumpe; pero antes es preciso recordar un principio más ó menos tácitamente supuesto por varios autores (Pierret, Marquez, Sternberg, etc.), á saber : la tensión de la onda nerviosa y, por tanto, el tono de las neuronas aumenta en todos los anillos de la cadena de conducción situados detrás de la lesión ó interrupción de las vías nerviosas. Por tanto, el resultado de la destrucción intracerebral de la vía piramidal ó de sus células de origen será una parálisis completa y blanda, porque habrá desaparecido la doble influencia ejercida por el cerebro sobre el cerebelo y médula, es decir, la excitación voluntaria y la corriente refleja. El tono motor mismo disminuiría notablemente, pues si bien es verdad que éste depende principalmente del cerebelo, cuyas vías inferiores no han sufrido menoscabo, no hay que olvidar que el excitador principal de esta actividad tónica cerebelosa es la corriente llegada del cerebro. El aumento de los reflejos será simple consecuencia del exceso de corriente sensitiva no absorbida por el cerebro, ni por consiguiente, reflejada en reacciones motrices voluntarias. Y aunque es cierto que el camino de la excitación sensitiva hasta el cerebro, puede mantenerse indemne en la hemorragia cerebral, siempre resultaría una gran restricción del campo de difusión de aquélla, dado que se hallarán cortadas las fibras piramidales por donde se refleja, ya transformado en motor, el impulso sensitivo.

Lo mismo ocurrirá cuando la interrupcion de la vía piramidal sobrevenga en la médula, sólo que aquí, como la vía cerebelosa se mantiene, no habrá verdadera parálisis, pero sí espasmos y contracturas. El predominio de estos fenómenos de hipertonia se explica recordando que ahora, por restricción del campo de expansión del impulso voluntario, se producirá exceso de acción tónica del cerebelo, puesto que la corriente motriz, en estado normal derivada por las dos vías motrices, se propagará íntegra por las colaterales pontales al cerebelo, órgano del tono muscular. La colaboración de éste será excesiva, precisamente por recibir superabundancia de estímulo voluntario.

ta, pues, una poderosa fuente de energía muscular y al mismo tiempo un ganglio complicadísimo, mediante el cual, cada fibra piramidal se comunica con el sistema de los focos motores cuyo trabajo armónico es necesario para la realización de un movimiento coordinado. Y es de presumir además, aunque sobre esto la fisiología nada nos ha dicho todavía en concreto, que cada momento coordinado voluntario ó reflejo, está representado, en una laminilla especial del cerebelo, por un grupo longitudinal homodinámico de células de Purkinje. En otros términos, en el cerebelo, como en la esfera motriz cerebral, están localizados, tanto los diversos focos motores como las distintas áreas sensitivas de la piel y de los músculos.

La característica fisiológica del sistema nervioso del hombre es la extraordinaria centralización. Los focos medulares, bulbares, el cerebelo mismo, están subordinados al cerebro, que desempeña para con ellos el doble papel de excitador y rector. Sólo los actos indispensables al mantenimiento de la vida vegetativa escapan de su influencia. Pero esta influencia no parece ser inhibidora (al menos en circunstancias ordinarias), sino excitadora ; no es freno, sino espuela.

El cerebro obra sobre los demás centros nerviosos de dos maneras: solicitando su acción con corrientes intensas, es decir, con lo que se llama impulso voluntario ; estimulándolos con ondas de menos energía pero de influencia constante, automática, es decir, con el impulso reflejo ó subcortical.

En todas estas acciones, el cerebro necesita del concurso del cerebelo; aquél pone el excitante, y éste la fuerza, el tono y la coordinación, representando algo así como un acumulador de energía nerviosa.

He aquí cómo puede concebirse la colaboración cerebelosa en los actos reflejos.

La corriente sensitiva muscular y táctil, asciende por dos caminos á los centros superiores : al cerebelo, al que llega por la vía cerebelosa de Flechsig, y de donde es reflejada, bajo la forma de respuestas motrices coordinadas, mediante la vía medular descendente de Marchi; y al cerebro, á donde arriba merced á la cinta de Reil y de cuyos centros subcorticales desciende para desaguar en el cerebelo. No negaremos que una parte del impulso pueda alcanzar también directamente la médula por la vía piramidal ; pero dada la debilidad de la corriente, es verosímil suponer que la onda nerviosa fluya casi enteramente por las colaterales pontales de la vía piramidal ; y ambas corrientes, la sensitiva directa y la llegada del cerebro, son eminentemente tónicas, puesto que ambas cruzan por el cerebelo, órgano de la energía motriz.

En el movimiento voluntario, la esfera motriz del cerebro engendra

venir ese derroche constante de energía, y juzgamos más conforme con el criterio de severa utilidad de que hace gala el organismo en todas sus manifestaciones, suponer que, merced al impulso cerebral acarreado por la vía piramidal, se provoca, pero solamente en los focos motores precisos, ese desprendimiento (por oxigenación de materiales dinamógenos ó por otros mecanismos) de energía actual, que el protoplasma nervioso transforma en movimiento ondulatorio especial.

No negaremos, á pesar de las precedentes consideraciones, la utilidad de la hipótesis de Marie ni de la de van Gehuchten y Lugaro. Estas hipótesis responden á la necesidad de explicar los hechos clínicos, y su valor será tanto mayor cuanto mayor número de fenómenos patológicos relacionados con las lesiones de las vías motrices sean por ellas comprendidos y sintetizados.

Mas abrigamos dudas acerca de la necesidad absoluta de las suposiciones anatómicas y fisiológicas que las referidas teorías implican, y veríamos con más gusto qne se creara una teoría que, sin complicar las cosas, se apoyara exclusivamente en los hechos anatómicos ó dinámicos actualmente conocidos ; porque la solidez de una teoría es tanto mayor cuanto menos datos hipotéticos le sirven de cimiento.

No con ánimo, pues, de acertar, sino con el propósito de presentar aquellos elementos con los cuales nosotros quisiéramos que los patólogos edificaran alguna teoría sobre el mecanismo de la parálisis, exponemos las siguientes consideraciones:

Recordemos primeramente que el cerebelo es tanto un órgano coordinador de los movimientos necesarios al equilibrio, cuanto un almacén de energía nerviosa, un centro tónico, en fin, de los focos motores medulares. Esto resulta al menos de los trabajos de los fisiólogos sobre la actividad del cerebelo. Uno de los factores de esta función tónica podría muy bien ser el número considerable de neuronas con que dicho órgano colabora á la conducción de cada excitación recibida. Así, el impulso bajado del cerebro por una sola fibra piramidal, se propaga al cerebelo por un grupo de fibras de los pedúnculos cerebelosos medios, las que á su vez transmiten la corriente, por el intermedio de un gran número de granos, á toda la serie longitudinal de células de Purkinje habitantes en la línea de la laminilla cerebelosa que recibió el impulso. En definitiva, la excitación llega á la médula por un grupo de axones del cordón anterolateral (vía de Marchi), axones diseminados en distintos parajes de la substancia blanca y enlazados, mediante colaterales y terminales, con todos los focos motores que deben colaborar en el movimiento ordenado por la voluntad, y con aquellos otros cuya acción es necesaria para el mantenimiento del equilibrio del tronco y cabeza. El cerebelo represen-

por Mya, Marinesco y otros. Nuestras observaciones versarán sobre el hecho anatómico mismo de la doble vía y sobre la posibilidad de explicar de otra manera los efectos de la interrupción de la vía piramidal.

Comencemos desde luego por recordar que la base anatómica en que se apoya la teoría de la doble vía piramidal tónica é inhibidora, es hoy por hoy muy endeble. Acaso en el hombre como ha supuesto Dejérine y recientemente Pusateri, coexistan ambas especies de fibras ; pero, según dejamos dicho anteriormente, en el gato, conejo y ratón, no parece encontrarse sino una categoría de fibras motrices ; la doble vía existe, pero desde el puente para abajo. La corteza, pues, parece enviar á la médula por el ministerio de la vía piramidal un impulso simple, exclusivamente excitador. Es cierto que la vía ponto-cerebelo-medular ejerce sobre los centros motores inferiores una influencia tónica ; pero esto no obliga á suponer que la vía directa propague incitaciones continuas hipotónicas ó inhibidoras sobre aquellos en estado de reposo, es decir, cuando la voluntad no actúa sobre los músculos.

Todos los experimentadores que han excitado la esfera motriz del cerebro ó las vías piramidales en la médula, mediante corrientes farádicas débiles, nos dicen que han provocado siempre fenómenos motores ; sólo cuando la excitación alcanza desusada intensidad, es cuando sobreviene la inhibición ; mas esto es ley fisiológica general : el fenómeno inhibitorio se produce á consecuencia de todos los estímulos sensitivos ó sensoriales de extraordinaria intensidad (marcha suspendida por un dolor agudo, por una impresión de terror, etc.). De producirse, pues, el fenómeno inhibitorio en condiciones fisiológicas, parece más natural suponerlo durante una violenta impulsión voluntaria propagada por la vía piramidal, que no cuando esta vía se halla en reposo ó recorrida por débiles corrientes emanadas del cerebro.

Nosotros creemos que, sin graves razones, sin pruebas anatómicas y fisiológicas perentorias, no debe aceptarse una teoría que rompe la unidad funcional de la vía piramidal y que complica sin absoluta necesidad el proceso fisiológico de los movimientos voluntarios. Nosotros no somos dueños de reprimir un movimiento de instintiva repugnancia, en presencia de una hipótesis, que obliga á admitir, como dice Marie, que los focos motores se hallan siempre *bajo presión* (1), creando y almacenando energía, que se pierde constantemente sin realizar trabajo gracias al freno permanente de la vía piramidal. Nosotros, por último, pensamos que dentro de las miras económicas de la naturaleza no puede con-

(1) Una locomotora que tiene las calderas llenas de vapor á alta tensión, pero que no realiza trabajo, gasta, sin embargo, combustible. Una función enfrenada de continuo, implica un derroche permanente de energía.

de la médula espinal mediante dos clases de fibras : 1.°, *las directas ó cortico-espinales*, es decir, las fibras que, brotando en la región motriz de la corteza, irían sin interrupción á dichos focos motores ; 2.°, las *indirectas*, ó sean las terminadas en el puente de Varolio, donde empalmarían, mediante colaterales y arborizaciones finales, con las células de los pedúnculos cerebelosos medios. La vía motriz así formada, constaría de tres neuronas : la motriz cortical, la pontal y la cerebelosa descendente de Marchi; de aquí el nombre de vía *cortico-ponto-cerebelo-espinal*, dado por van Gehuchten á este segundo camino de los impulsos voluntarios.

Las fibras cortico-espinales ó directas, poseerían *función inhibidora* sobre los focos motores espinales, mientras que las cortico-ponto-cerebeloso-medulares tendrían acción tónica, y provocarían la incitación motriz voluntaria.

La interrupción total de la vía piramidal, al nivel de la cápsula interna, interesa siempre ambas especies de fibras ; por esto el efecto necesario será la parálisis blanda con exageración casi inmediata de reflejos, puesto que suspenden su función las fibras tónicas y las inhibidoras.

La interrupción exclusiva de las fibras inhibidoras ó de la vía directa cortico-espinal en la médula, suscita rebajamiento del poder moderador de los reflejos y predominio, por tanto, de la acción tónica de la vía indirecta. Habrá, por consiguiente, espasmos y contracturas, hipertonia ; pero no parálisis, porque le queda á la voluntad, para influir en los centros motores de la médula, la vía tónica ó cortico-ponto-cerebelo-medular. Finalmente, la interrupción en la médula de ambas clases de fibras, las cortico-espinales, las cerebro-espinales y otras fibras motrices llegadas del mesencéfalo, interrupción que se establece en los casos de lesión transversal completa de la médula, provoca la parálisis blanda y la abolición de los reflejos. Este último fenómeno, se explicaría por la súbita disminución del tono de las células motrices medulares á consecuencia de la suspensión de todas las corrientes descendentes, tanto cerebrales como cerebelosas y sensitivas medulares (1).

Nosotros no discutiremos los hechos clínicos en que esta teoría se apoya, ni repetiremos las dificultades más ó menos reales presentadas

(1) Al corregir las pruebas de este artículo, recibimos un trabajo de Lugaro, en que se acepta, á título de hipótesis provisoria, y con algunas adiciones y correcciones, la teoría de van Gehuchten. Véase : Lugaro, Sui rapporti fra il tono muscolare, la contrattura e lo stato dei riflessi. *Rivista di Patologia nervosa e mentale.* Para Lugaro, cada hemisferio cerebral ejerce, mediante el haz piramidal, una acción depresiva sobre el tono muscular y nervioso de la mitad opuesta del cuerpo, y á favor de la vía cortico-protuberancial, una acción directa y cruzada, pero tónica sobre ambos lados.

Teoría clásica, ó del doble efecto causado por la destrucción y degeneración de las vías nerviosas. — Siempre que hay destrucción de una vía nerviosa produciríanse dos efectos : uno *inmediato*, la parálisis, que en el caso de la vía motriz, sería parálisis blanda, sin contracturas ; y otro *consecutivo* representado por espasmos ó contracturas, debidos á la irritación causada en las fibras interrumpidas por el proceso de degeneración secundaria de la mielina.

Teoría de Marie. — Este autor supone que los centros motores medulares representan algo así como una *máquina de vapor siempre en presión*. La vía piramidal, por su parte, sería un freno, un verdadero aparato de inhibición siempre en actividad, al efecto de impedir la marcha de la máquina, es decir, la producción continua é intempestiva de movimientos. Cuando la voluntad ordena un acto muscular, la corriente que baja por un grupo de conductores de la vía piramidal, no excita la contracción de los músculos, sino que deja sin efecto ó suspende, para un determinado grupo de músculos, dicha influencia inhibitoria continúa.

Interrumpida por apoplegía, v. gr., la corriente inhibitoria de la vía piramidal, la neurona medular funciona incesantemente; de aquí las contràcturas y la exageración de los reflejos.

Esta opinión de Marie ha sido recientemente defendida por Gerest (1). A la objeción que podría dirigírsele, recordando lo tardío de la aparición de las contracturas, la hipertonia muscular y la exageración de los reflejos, contestan Mya y Levi (2), diciendo que las neuronas periféricas que han perdido bruscamente su relación con las neuronas cerebrales de quienes recibían la iniciativa y el impulso, necesitan cierto tiempo para establecer su autonomía funcional, y sólo cuando la obtienen se presentan los citados fenómenos motores.

Teoría de van Gehuchten. — El sabio de Lovaina ha consagrado á esta cuestión varios trabajos (3), de todos los cuales resulta una teoría que puede formularse así : El cerebro se comunica con los focos motores

(1) *Gerest* : Les affections nerveuses systematiques et la théorie des neurones. Paris, 1898.

(2) *Mya y Levi* : Studio clinico e anatomico relativo a un caso di diplegia spastica congenita. *Riv. di patol. nervosa e mentale*, 1896.

(3) *Van Gehuchten :* Contribution à l'étude du faisceau pyramidal. *Journal de neurologie et d'hipnologie*, 1896.

— L'exageration des réflexes et la contracture chez le spasmodique et chez l'hémiplégique, *Journ. de Neurol. et d'hipnologie*, 1897.

— A propos de la contracture post-hemiplégique. *Travaux du Laboratoire de Neurologie*, 1 fascicule, 1898.

— Etat des reflexes et anatomie pathologique de la moelle lumbo-sacrée dans le cas de paraplegie flasque, &. *Travaux du Laboratoire de Neurologie*, 1 Fasc., 1898.

coordinadora, nacida en el cerebelo (1). Con esta acción cerebelosa cabría incluir la equilibradora ó compensadora del desequilibrio suscitado en el tronco y cabeza, á cada contracción muscular, según indica Lugaro. En todo movimiento voluntario funcionarían, pues, armónica y automáticamente ambas vías, de modo que el cerebro, al dar la señal de la contracción voluntaria, no puede impedir la colaboración cerebelosa, ni tampoco es capaz la voluntad de obrar sobre la vía indirecta, sin que participe á la vez la directa.

Pero ¿qué ocurre cuando, por condiciones patológicas, se interrumpe una de las citadas tres vías, es decir, la vía cerebral ú originaria, la vía cerebro-ponto-cerebelo medular y la vía ponto-medular? Los hechos clínicos, más aún que las experiencias fisiológicas en los animales, nos enseñan lo siguiente:

Cuando se interrumpe la conducción de la vía piramidal en el cerebro (hemorragia de la cápsula interna), es decir, antes de la bifurcación de la misma, los efectos son, al principio: la parálisis motriz blanda y absoluta de la mitad opuesta del cuerpo, la paresia del lado sano y la abolición de los reflejos; más adelante se presenta la exaltación de los reflejos tendinosos, y todavía más tarde, se inician contracturas en los músculos del lado paralizado.

Si la lesión se halla bajo el puente de Varolio é interesa solamente la vía cerebro-medular, el resultado es la debilitación de la voluntad sobre los músculos, seguida de gran hipertonia muscular, es decir, de enérgicos movimientos espasmódicos y contracturas; pero no existe verdadera parálisis. Por lo demás, las contracturas aparecen en el espasmódico (lesión, en la médula, de la vía motriz cortico-medular) mucho antes que en el hemiplégico.

Pero en el caso en que la interrupción corresponda á la vía descendente de Marchi ú otra parte cualquiera de la vía motriz ponto-cerebelo-medular, los movimientos voluntarios se conservan, faltan las contracturas y amengua notablemente tanto el tono muscular como la coordinación motriz y equilibrio del tronco y cabeza. Estas perturbaciones se han observado, sobre todo, en animales á quienes se extirpó el cerebelo parcial ó totalmente (recuérdense las experiencias de Luciani). Es de pensar que en el hombre lesiones análogas produzcan iguales ó semejantes resultados.

Para explicar las citadas perturbaciones funcionales en los tres citados casos, se han propuesto diversas teorías, entre las cuales mencionaremos la clásica ó de Charcot, la de Marie y la de van Gehuchten.

(1) *Cajal*: *Loco citato.*

Entre los haces verticales de la vía piramidal, hállanse á veces islotes ó pléyades de corpúsculos nerviosos provistos de dendritas muy complicadas y enredadas, confinadas casi exclusivamente dentro de aquéllos. Estas pléyades parecen poseer colaterales especiales ó autóctonas (fig. 1, *d*), más cortas que las otras y nacidas de los fascículos limítrofes. Un ejemplo de estas pléyades interfasciculares mostramos en la fig. 1, *d*.

Si comparamos ahora el espesor de las fibras piramidales tomado en lo alto del puente, con el de éstas medido á su paso por el bulbo, hallaremos una notable diferencia. Las del bulbo son mucho más finas que las constitutivas de los pedúnculos cerebrales y porción superior del puente. Esta disminución se advierte ya en la mitad inferior de éste, donde también se echa de ver pobreza de colaterales con relación á la región superior. En realidad, casi todas las colaterales emanan de los dos tercios superiores del trayecto pontal de la vía motriz, lo que no quiere decir precisamente que el tercio inferior esté desprovisto de ellas, puesto que muchas colaterales afectan trayectos descendentes, y pueden emerger del tallo, como se veía en *e*, por un ángulo muy agudo (fig. 1).

La citada disminución del diámetro de las fibras motrices en el bulbo, trae como consecuencia necesaria el achicamiento del área ocupada por la vía piramidal.

¿Será esta reducción de la vía piramidal bulbar con relación á la supra-pontal lo que ha motivado la admisión de fibras exclusivamente destinadas al puente y cerebelo? Si no la única, esta puede ser una de las razones de la suposición de la doble vía, tanto más cuanto que en el hombre, por razón del enorme desarrollo de los pedúnculos cerebelosos medios, la citada disminución debe ser mucho más acentuada que en el gato, conejo y ratón.

Consecuencias teóricas de la existencia de una sola vía piramidal con dos derivaciones. — Según demostramos nosotros, la existencia de colaterales pontales en cada fibra piramidal, da lugar á pensar que el impulso motor voluntario se divide en el puente en dos corrientes: una indirecta, que llega á las células motrices de la médula, después de haber pasado por los pedúnculos cerebelosos medios, células de Purkinje y vía cerebelosa descendente de Marchi; y otra directa que arriba al mismo término, pasando seguidamente desde el puente al bulbo y desde éste al cordón lateral de la médula. Ambas vías son en gran parte contralaterales; por manera que cada foco motor derecho de la médula espinal hállase regido por los hemisferios cerebelosos y cerebrales izquierdos. Impresionados por el hecho de esta doble relación, decíamos en nuestro trabajo sobre el puente de Varolio: la descarga motriz medular se halla regulada por dos acciones, la meramente *impulsiva* brotada en el cerebro, y la

plexos tupidísimos y de gran delicadeza. Y como cada colateral puede recorrer largos trayectos, es indubitable que toda fibra piramidal se co-

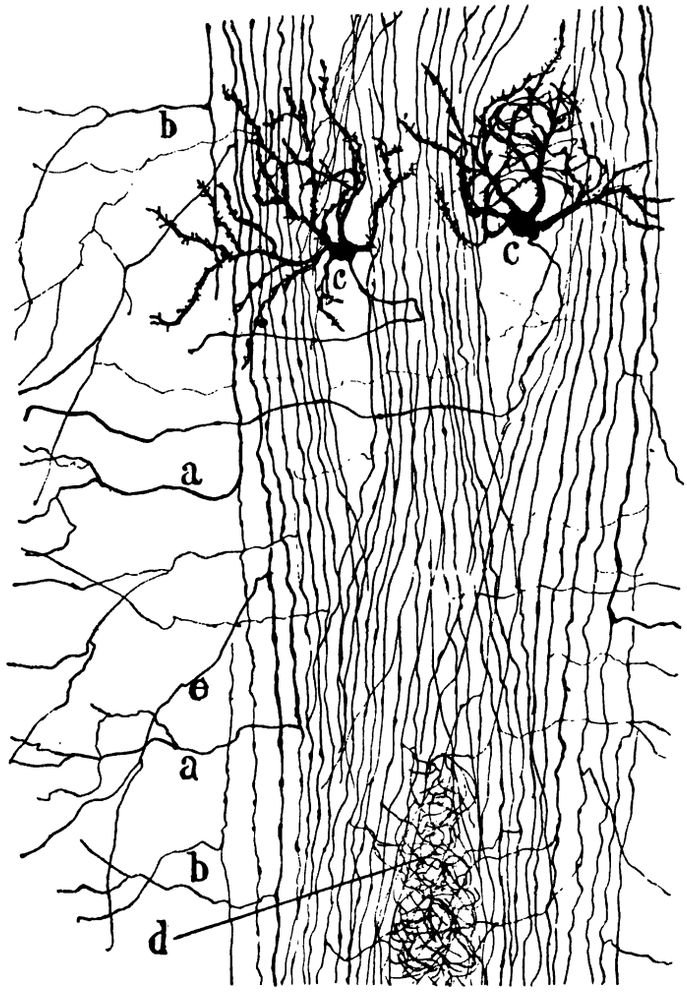


Fig. 1.—Corte longitudinal del puente de Varolio del gato de quince días. Método de Golgi.—*a*, colaterales piramidales gruesas que representan, por su diámetro, fibras terminales; *b*, colaterales ordinarias; *c*, células del puente de Varolio situadas entre los haces de fibras piramidales; *d*, plexos de colaterales de la vía piramidal; *e*, colaterales descendentes.

nexiona con un gran número de células pontales, estando, por consiguiente, representada su conducción en el cerebelo por varias fibras musgosas, y en definitiva, por un grupo de granos y células de Purkinje.

tos de los haces, en cada uno de los cuales se muestran solamente dos, tres ó cuatro tubos gruesos. Por lo demás, entre éstos y los finos y medianos hállanse transiciones.

Tanto las fibras gruesas como las finas y medianas emiten colaterales, pero las brotadas de las medianas y gruesas, son en mayor número que las procedentes de las finas. Así, en los tubos motores más delicados, no hemos logrado hallar nunca más de una colateral; mientras que en los gruesos y medianos se cuentan dos y hasta tres. En realidad, nada tendría de extraño que cada fibra emitiera un mayor caudal de colaterales, bastante más de las que *de visu* pueden comprobarse; porque no debemos olvidar que pocas veces se logra sorprender por entero el trayecto *intrapontal* de las fibras piramidales. En el gato, sobre todo, éstas pasan, á menudo, de un hacecillo á otro, dejando espacios verticales fusiformes llenos de substancia gris; con cuyos cambios de plano resulta raro hallar fibras cuyo itinerario total se muestre en un sólo corte. De todos modos y aunque una demostración absoluta no sea posible, nos inclinamos á creer que no hay fibras piramidales exentas de colaterales, y que el número de éstas es, poco más ó menos, proporcional al espesor de la fibra motriz.

Tocante al grueso de las colaterales comparado con el del tallo de origen, debemos consignar una particularidad interesante. En las fibras más finas, la colateral, quizá única, tiene aproximadamente la dimensión del tallo subyacente á la división. Trátase, por tanto, de una verdadera bifurcación. La dirección general del tubo motor no se altera, sin embargo, pues la colateral suele brotar en ángulo recto, pocas veces en ángulo agudo (fig. 1, *e*). En las fibras medianas y gruesas, la colateral puede ser tan espesa como el tallo, pero es más común que afecte menor diámetro; mas como en definitiva estas fibras suministran varias colaterales, bien puede asegurarse que lo principal de la corriente motriz deriva siempre por la vía cerebelosa.

Por último, en algunas fibras medianas y gruesas, se advierte una colateral mucho más espesa que el ramo ó tallo subyacente destinado á la médula (fig. 1, *a*). Semejante disposición no es muy rara, puesto que hay fascículos en donde la hemos reparado tres ó cuatro veces. La gruesa colateral, ó más bien, la fibra terminal, suele trazar un recodo á su emergencia (fig. 1, *a*), tórnase luego más ó menos horizontal y se ramifica prolijamente entre las células pontales. No cabe, pues, duda de que en la vía piramidal existen fibras que consagran al puente lo principal de su ramificación, estando representadas solamente en el cordón lateral de la médula espinal mediante una finísima colateral descendente.

Por lo demás, todas las referidas colaterales gruesas ó finas, se dividen y subdividen varias veces en la substancia gris del puente, y engendran

llegada al puente existen, como quieren Flechsig, Déjerine, van Gehuchten y otros, dos clases de fibras : unas terminadas en este órgano y enlazadas mediante neuronas intermediarias con el cerebelo (*vía cerebro-ponto-cerebelosa-medular* de van Gehuchten), y otras, continuadas directamente con el haz piramidal del bulbo y médula, y exentas de relaciones cerebelosas (*vía cerebro-medular* ó directa).

Para satisfacer esta pregunta hemos ejecutado en el ratón y gato recién nacidos ó de pocos días, una serie de cortes verticales, ya sagitales, ya transversales, del puente de Varolio y bulbo raquídeo, sirviéndonos, para colorear las fibras, del método de Golgi.

En el ratón, donde la vía piramidal constituye en el puente un solo haz bien limitado, las fibras motrices pueden seguirse fácilmente desde los pedúnculos al bulbo.

Ahora bien ; en las numerosas y bien impregnadas preparaciones examinadas, la vía piramidal parece conservar todas sus fibras hasta el bulbo; al menos, nosotros no hemos logrado ni apreciar disminución en el número de éstas, comparando la sección de dicha vía antes y después del puente, ni advertir, durante el paso por éste, desprendimientos de hacecillos ó de tubos sueltos, exclusivamente ramificados entre las células de los pedúnculos cerebelosos medios.

Igual resultado se obtiene, observando cortes verticales del puente de Varolio del gato. En los miles y miles de fibras bien impregnadas que hemos logrado examinar individualmente y durante largos trayectos (algunas en la totalidad de su itinerario), jámás hemos encontrado una que, apartándose de las otras, se agotara en los ganglios del puente. Ciertamente, á fuerza de rebuscar, hemos llegado á sorprender dos ó tres fibras que semejaban terminar en este órgano ; pero un examen atento nos ha persuadido de que en realidad no había tal terminación : todo consistía en que, á causa de los azares de la impregnación misma, la porción del axon situada por debajo de una gruesa colateral, no se había coloreado. No es que neguemos en absoluto la existencia de fibras terminales ó cortico-pontales ; acaso existan algunas, como Pusateri parece haber demostrado en el hombre ; pero de todos modos, y caso de que este autor no haya sido víctima de algún error, el caudal de dichas fibras en los mamíferos debe ser demasiado escaso para que podamos atribuirlas algún papel importante en las funciones de la vía piramidal.

Las referidas preparaciones nos han permitido, además, recoger algunos detalles interesantes concernientes al espesor relativo y modo de origen de las colaterales. Hélas aquí :

Las fibras de la vía piramidal son finas, gruesas y medianamente gruesas; las finas y medianas constituyen la inmensa mayoría de los elemen-

ALGUNOS DETALLES MÁS

SOBRE LA ANATOMÍA DEL PUENTE DE VAROLIO

Y CONSIDERACIONES ACERCA DEL FUNCIONALISMO DE LA DOBLE VIA MOTRIZ

POR

S. RAMÓN CAJAL

La vía piramidal, á su paso por las regiones inferiores del encéfalo, asocia á su actividad la de varios órganos, entre los cuales hállase el cerebelo. La conexión cerebelo-piramidal se verifica, conforme demostramos, independientemente uno de otro, Held (1) y nosotros (2), y recientemente ha confirmado Pusateri (3), mediante numerosas colaterales, nacidas al cruzar dicha vía por el puente de Varolio, y arborizadas en torno de los elementos propios de este órgano, elementos cuyo axon, según reconocimos nosotros, ingresa, después de cruzar el rafe, en el pedúnculo cerebeloso medio del lado opuesto, para constituir verosímilmente las fibras musgosas de la capa de los granos.

La importancia teórica que tiene esta conexión, mediante la cual el cerebelo colabora con la vía piramidal medular en todo acto motriz, y las nuevas hipótesis que en ella se apoyan, por ejemplo, la reciente de van Gehuchten, nos han movido á estudiar detalladamente la estructura de la vía piramidal á su paso por el puente.

Disposición de la vía piramidal en el puente de Varolio. — La primera cuestión que debe ocuparnos es la de saber si en la vía piramidal

(1) *Held*: Beitrage zur feineren Anatomie des Kleinhirns und des Hirnstammes. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, 1893. Por lo demás, Held en este trabajo no hace sino nombrar dichas colaterales, de cuyo número é importancia fisiológica no parece tener idea. Su descripción se reduce á esto: *Auch die Pyramidenbahn zeigt hier* (en el puente) *solche Collateralen; sie sind jedoch ausserordentich dünn und wenig verzweigt auf jüngeren Stufen.*

(2) *Cajal*: Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo. Puente de Varolio. *An. de la Sociedad españ. de Historia natural*, tomo XXIII, 1894 (sesión del 1.° de Agosto de 1894).

Véase también: Le pont de Varole. *Bibliographie anatomique*, n° 6, 1894.

(3) *Pusateri*: Sulla fina anatomia del ponte di Varolio nell'uomo. *Riv. di patol. nervosa e mentale*, vol. I, fasc. 1, 1896.

mero, en los corpúsculos del ganglio pre-olivar de Cajal, donde, como se sabe, faltan por completo los nidos cupuliformes de Held.

¿De dónde provienen las fibras de los nidos que acabamos de describir? Desde luego cabe declarar que no tienen ninguna relación con las robustas fibras del aparato terminal de Held. Examinando cuidadosamente y con objetivos de gran aumento las preparaciones que exhiben perfectamente coloreados nuestros nidos, se advierte que las hebras que á ellos afluyen dimanan de fibras de trayecto muy irregular, no pocas veces verticales, y de muy distintos calibres. Algunas de estas fibras parecen venir de la parte interna, otras de la externa del cuerpo trapezoide; pero cuando se las sigue suficientemente suelen cambiar de plano tantas veces, que casi nunca se logra determinar su origen. Sin embargo, en algunos casos nos ha parecido que tales fibras, tras un trayecto irregular y después de emitir muchas ramitas, se juntaban á una fibra transversal del cuerpo trapezoide. En suma, y para no insistir más sobre este punto, nosotros propendemos á creer que nuestros nidos, en vez de representar como los de Held la arborización de una fibra terminal trapezoidea, corresponden á la ramificación de colaterales de fibras del cuerpo trapezoide. Por lo demás, estas colaterales ramificadas han sido ya vistas por Cajal; pero no habiendo estudiado este autor sino animales recién nacidos, no ha sorprendido completamente desarrollados los nidos especiales en que se resuelven, los cuales sólo aparecen con su carácter típico en el gato ó perro desde los quince días en adelante.

Nuestras observaciones sobre los *nidos de Held*, confirman los resultados de las pesquisas de este autor (1), así como las de Kölliker (2), Cajal (3) y Semi Meyer (4). Cada fibra recibe una sola fibra que bien puede calificarse de terminal; esta fibra se ensancha en cono y constituye una arborización hemi-esférica y á veces más que hemi-esférica compuesta de ramas anchas y aplanadas, que se aplican íntimamente á la superficie del soma. Del contorno de la arborización cupuliforme brotan, como ha indicado Cajal, dos ó tres hilos, que se separan del nido y terminan á cierta distancia por cabos libres y varicosos (fig. 3, *a*). Estos nidos faltan por completo, según ha reconocido este sabio, en la porción externa de este foco (ganglio pre-olivar interno).

Las otras arborizaciones pericelulares exhiben muy distinto aspecto: constan de ramitas finas, también varicosas, íntimamente aplicadas al soma, que aparece, durante el enfocamiento ecuatorial, contorneado de una línea negra correspondiente á la sección óptica de dichas ramificaciones. A diferencia de los nidos de Held, estas fibrillas dejan entre sí amplios espacios y no se aplanan ni poco ni mucho; pero el rasgo diferencial más importante estriba en que proceden, no de una sola fibra robusta, sino de varias orientadas muy diversamente. Cada nido resulta, pues, de la concurrencia de varias arborizaciones brotadas de dos, tres ó más fibras nerviosas. También ocurre muy á menudo, como se veía en la figura 3, *C*, que una misma fibra colabora en la construcción de dos, tres ó mayor número todavía de nidos terminales.

Los referidos nidos de hebras finas son muy numerosos, y aparecen á menudo reunidos en pléyades, es decir, que en ciertos puntos se ven dos ó más células vecinas provistas de nidos finos, mostrándose otras completamente exentas de ellos. Esta circunstancia y la consideración de que las células que poseen los recios nidos de Held, no pueden ofrecer espacio perisomático para otras conexiones, nos mueven á sospechar que los susodichos nidos finos se relacionan con elementos especiales del núcleo del cuerpo trapezoide, ó en otros términos, los nidos de Held entrarían en contacto con ciertas células, y nuestras arborizaciones finas con otras. Por lo demás, estas arborizaciones se las halla también, y en gran nú-

(1) *H. Held*: Die centrale Gehörleitung, *Arch. f. Anat. u. Physiol.* Anat. Abtheil. 1893.

(2) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre. 6 Aufl, 2 Band, 1894.

(3) *Cajal*: Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc. Febrero, 1895.

— El azul de metileno en los centros nerviosos. *Revista trimestral micrográfica*. Tomo 1, 1896.

(4) *Semi Meyer*: Ueber eine Verbindungsweise der Neuronen, &. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 47, 1896.

II

LAS ARBORIZACIONES PERICELULARES DEL NÚCLEO DEL CUERPO TRAPEZOIDE

Según ha demostrado Cajal, este núcleo consta de dos segmentos: *interno* formado de corpúsculos más ó menos esferoidales, provistos en su mayoría de los nidos de Held; y el *externo*, emplazado cerca y algo por delante de la oliva accesoria y constituído por células triangulares ó estrelladas desprovistas de los citados nidos. Este es el foco que Cajal designa *ganglio pre-olivar interno*.

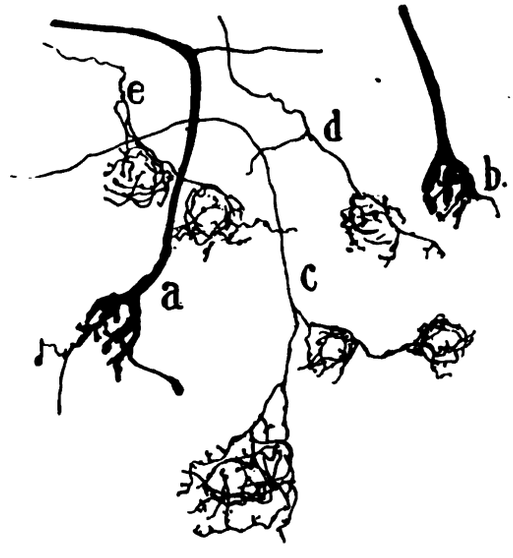


Fig. 3.—Terminaciones nerviosas del núcleo del cuerpo trapezoide. Gato de veinte días. — *a* y *b*, cestas terminales de Held; *c*, *d* y *e*, arborizaciones pericelulares emanadas de fibras finas.

No es nuestro ánimo exponer minuciosamente la fina anatomía de estos focos. Cumple solamente á nuestro propósito mencionar un detalle de estructura, entrevisto ya por Cajal, pero que en nuestras recientes preparaciones aparece de gran resalte.

El citado núcleo del cuerpo trapezoide, contiene dos categorías de nidos pericelulares: *nidos de Held* formados por tubos robustísimos; *nidos construídos por fibras finas* y varicosas.

Supongamos, en fin, que falta el cerebelo ó que se interrumpen sus vías de unión, ya con los focos motores de la médula, ya con la vía piramidal. La consecuencia será la conservación del movimiento voluntario, pero sin el tono muscular, la coordinación de los movimientos y la equilibración del cuerpo.

La hipótesis precedente no comprende todos los casos patológicos, y, por tanto, no la damos por irreprochable. Pero las objeciones que pueden dirigírsela alcanzan, poco más ó menos, á todas las teorías propuestas, á las cuales lleva, empero, la ventaja de la sencillez. Sólo por este título es, pues, recomendable (1).

Fuerza es confesar que, hoy por hoy, es imposible encerrar en una sola teoría todos los hechos clínicos, señal inequívoca de que la cuestión no ha llegado á su madurez, é indicio claro de que en el *complexus* de las condiciones que intervienen en los procesos patológicos se nos escapan todavía algunos factores importantes.

(1) La aparición tardía de las contracturas en la hemiplegia, así como la parálisis blanda consecutiva á las lesiones que interrumpen la continuidad de la médula dorsal, podrían explicarse respectivamente por las hipótesis de Mya y Levy y la de van Gehuchten (teoría de la suspensión de los reflejos de este autor) anteriormente citadas.

SOBRE ALGUNOS PUNTOS DUDOSOS DE LA ESTRUCTURA DEL BULBO OLFATORIO

POR

T. BLANES

Alumno de Medicina en la Facultad de Madrid.

Después de las importantes y fundamentales investigaciones de Golgi (1) y Cajal (2), la anatomía fina del bulbo olfatorio parecía terminada en sus líneas generales; la labor ulterior llevada á cabo por Pedro Ramón (3), van Gehuchten y Martín (4), Retzius (5), Calleja (6) y Kölliker (7), ha tenido, sobre todo, por objeto establecer la morfología de los diversos elementos bulbares en la serie animal y perfeccionar en algunos puntos secundarios nuestra noción acerca de la estructura y funcionalismo del aparato olfativo del hombre y mamíferos superiores.

Por lo que toca á la fisiología del bulbo, casi todos los sabios aceptan sin reservas el esquema dinámico imaginado por Cajal, porque es el único que se halla de acuerdo con los hechos. Para la creación de este esquema, nuestro Profesor no tuvo en cuenta más que el examen de los preparados microscópicos; todo prejuicio de escuela y todo compromiso teórico fue previamente desechado. Así que no es de extrañar que las autoridades más valiosas de la neurología, tales como Retzius, Lenhossék, van Gehuchten, His, Edinger y hasta el mismo Kölliker (que había negado antes el papel conductor de las dendritas), acepten gustosos el mecanismo de conducción de la excitación olfatoria, basado en los nuevos hechos aportados por Cajal, entre los cuales figura, en primer término, la de-

(1) *Golgi*: Sulla fina struttura dei Bulbi olfatorii. Reggio-Emilia, 1875.

(2) *Cajal*: Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatorias. Diciembre, 1890. Barcelona.

(3) *P. Ramón*: Estructura de los bulbos ópticos de las aves. *Gaz. Sanit. de Barcelona*. Julio 1890.

— El encéfalo de los reptiles, Septiembre de 1891. Barcelona.

(4) *Van Gehuchten y Martín*: Le bulbe olfatif de quelques mammifères. *La Cellule*, t. VIII, 2 fasc. 1891.

(5) *Retzius*: *Biol. Untersuchungen* Neue Folge, 1892.

(6) *C. Calleja*: La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

(7) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre, 6, Aufl. Bd. II, 1896.

mostración de que las fibrillas llegadas de la mucosa olfativa no pasan de los glomérulos olfativos, en donde se relacionan por contacto con los penachos dendríticos terminales de las células mitrales y empenachadas.

Es claro que Cajal no se hizo jamás la ilusión de alcanzar en este asunto la unanimidad de pareceres; conoce demasiado, por triste experiencia, hasta dónde llegan las resistencias opuestas á las nuevas ideas por un amor propio excesivo, y por el culto, eminentemente egotista, de la consecuencia científica; y sabe que, por lo común, los talentos más soberanos son precisamente los más refractarios á toda novación. Así es que jamás tuvo la pretensión ni de convencer á aquellos sabios ilustres que, como Golgi, se habían señalado por la calurosa defensa de hipótesis científicas á todas luces prematuras, y de todo en todo inconciliables con las ideas del histólogo de Madrid, ni esperó jamás atraer á su partido á los entusiastas discípulos del neurólogo italiano, tales como L. Sala y Monti, de los cuales era de presumir que un cariño y una admiración perfectamente justificados al maestro, habrían de quitarles aquella serenidad de juicio indispensable para el aquilatamiento de las doctrinas reformistas.

Pero las objeciones, vengan de donde vinieren, son siempre respetables, y todas deben ser objeto de atento examen. Nosotros, pues, intentaremos examinar en el presente trabajo todas las cuestiones dudosas acerca de la estructura y actividad del bulbo olfatorio, estudiando serena y friamente los hechos alegados por los diversos autores, y sin que nos anime otro propósito que el culto á la verdad. Para mejor lograr este cometido, hemos consagrado dos años al estudio de la estructura del bulbo olfatorio, habiendo, por tanto, ejecutado infinidad de preparaciones, tanto con el método de Ehrlich como con el de Golgi. Para compararlas con las nuestras hemos tenido además á nuestra disposición toda la rica colección de preparaciones de Cajal y de Calleja acerca de la anatomía de dicho órgano, y creemos que, por lo menos para el esclarecimiento de algunos de los problemas pendientes de solución, nuestra opinión no carecerá en absoluto de valor. El material de estudio ha consistido en ratas, ratones, perros, y sobre todo gatos, desde el momento del nacimiento hasta la época adulta.

NATURALEZA DE LOS GRANOS DEL BULBO OLFATORIO

Sabido es que la región de la substancia blanca del bulbo contiene, entre fascículos de tubos nerviosos antero-posteriores, numerosos islotes formados por unos corpúsculos pequeños, triangulares ú ovoideos, provistos de expansiones centrales y periféricas, entre las cuales, como ya re-

conoció Golgi, no es posible hallar ninguna que posea los caracteres del axon.

Cajal hizo un estudio minucioso de estas células, demostrando su perfecta orientación radial y señalando un hecho importante : que la expansión periférica, casi siempre la más gruesa, marcha constantemente á la capa molecular y forma en el espesor de ésta un penacho elegante, cuyos apéndices, notablemente espinosos, se ponen en relación con las dendritas de las células mitrales y empenachadas, medias é inferiores. Como esta expansión posee una relación fija, y el cuerpo y apéndices centrales parecen entrar en contacto con fibras centrífugas, Cajal se inclina á considerar como de naturaleza funcional, la citada prolongación, tanto más cuanto que, según la teoría de la polarización dinámica, debe funcionar como axon y no como dendrita. Todo lo cual envuelve, naturalmente, la idea de tomar el grano como una especie de corpúsculo nervioso, en un todo comparable con las células amacrinas ó espongioblastos de la retina, elementos indubitablemente nerviosos, aunque desprovistos de expansión funcional, ó mejor dicho, de diferenciación en dos categorías de expansiones.

A esta opinión de Cajal y á alguno de los hechos en que se funda, se han opuesto algunos reparos, cuya falta total de fundamento vamos á demostrar.

1.° Se ha dicho por van Gehuchten y Kölliker (1), que el penacho periférico de los granos va, en efecto, en la inmensa mayoría de los casos, como dice Cajal, á la capa molecular; pero en algunos pocos corpúsculos se le ve terminar también encima de las células mitrales, es decir, en plena capa de los granos. Nosotros hemos examinado cuidadosamente y en un gran número de preparaciones los granos, ya embrionarios, ya adultos, y nos hemos convencido plenamente de la realidad del dictamen de Cajal ; siempre la expansión periférica envía su penacho á la capa molecular. Ciertamente, en algunos granos, este tallo no traspasa la línea de las células mitrales, pero la observación cuidadosa con el objetivo 1,30 apocromático, prueba de manera indudable que en estos corpúsculos, el tallo se ha impregnado de un modo incompleto : el cabo de dicha expansión termina bruscamente sin ramificación ; y el error de van Gehuchten y de Kölliker, ha consistido en tomar como arborización terminal definitiva, el conjunto de las ramitas colaterales, emitidas por el tallo antes de su artificial interrupción. No ya en nuestros preparados, hasta en los dibujos de Kölliker puede sospecharse esta causa de error (véase la fig. 763 del texto de este sabio), aunque también pudiera suceder que dicho

(1) *Kölliker* : Lehrbuch der Gewebelehre, 6 Aufl. 2 Band, 1896.

autor haya tomado por grano, algún corpúsculo epitelial dislocado.

Y esto nos lleva á añadir algunos detalles, acerca de la morfología de los granos, detalles que será preciso tener en cuenta para evitar toda equivocación entre el grano y las células epiteliales.

Cuerpo.—El cuerpo del grano se presenta de dos modos: liso y erizado de espinas ó excrecencias cortas é irregulares. El *soma liso*, mora constantemente en el espesor de los islotes (fig. 1, *A*), en contacto con otros granos, y no es raro verlo faceteado por presión recíproca. La lisura del cuerpo de estos granos centrales, así como la escasa cantidad de protoplasma que rodea al núcleo, es un indicio de que en el espesor de los islotes no existen arborizaciones pericelulares. Por lo demás, ya Cajal en su obra extensa sobre los *Centros nerviosos* (1), hace hincapié sobre esta particularidad, y cita las células bipolares de la retina, en testimonio de que los somas pobrísimos en protoplasma no suelen poseer nidos nerviosos. En cambio, todos los granos limitantes ó laterales de los islotes, así como los englobados aisladamente en los plexos nerviosos, exhiben numerosas asperezas. En los propiamente limitantes, es también lisa la cara que mira al interior del islote, y áspera la fronteriza de los plexos nerviosos de la substancia blanca (fig. 1, *b*). Un hecho digno de notarse también, y confirmatorio de la citada hipótesis de Cajal sobre el valor conductriz del protoplasma perisomático, es que los granos marginales y los aislados poseen más protoplasma que los centrales de los islotes. Hay, sin embargo, alguna excepción. Acabemos esta breve descripción del soma, añadiendo que el tamaño de éste es muy variable, y que vistas la grandes diferencias de diámetro, cabría separar los granos en pequeños, medianos y grandes.

Expansión periférica. — Bien descrita por Cajal, Retzius, van Gehuchten y Kölliker, nosotros, á las noticias exactas dadas por estos sabios, sólo añadiremos una minucia: dicha expansión, en todo su curso hasta las células mitrales, presenta un contorno fuertemente espinoso durante su tránsito por los plexos nerviosos, y una superficie lisa al cruzar por los islotes. A su paso por las células mitrales, pierde sus espinas ó las reduce notablemente, recobrándolas y exagerándolas extraordinariamente al nivel del penacho terminal. Las ramas colaterales, que en ángulo agudo suministran algunos tallos para la zona de los granos, no acaban nunca en los islotes, sino en los haces nerviosos, y muestran también contorno espinoso.

Expansiones centrales.— En número de una, dos y tres, rara vez cuatro, estas expansiones son también espinosas, según señala van Gehuchten,

(1) *Cajal:* El sistema nervioso de los vertebrados. Fasci. 1, 1897.

y divergen en abanico, dividiéndose y perdiéndose en el espesor mismo de los plexos nerviosos. Según nuestras observaciones, tales ramas no

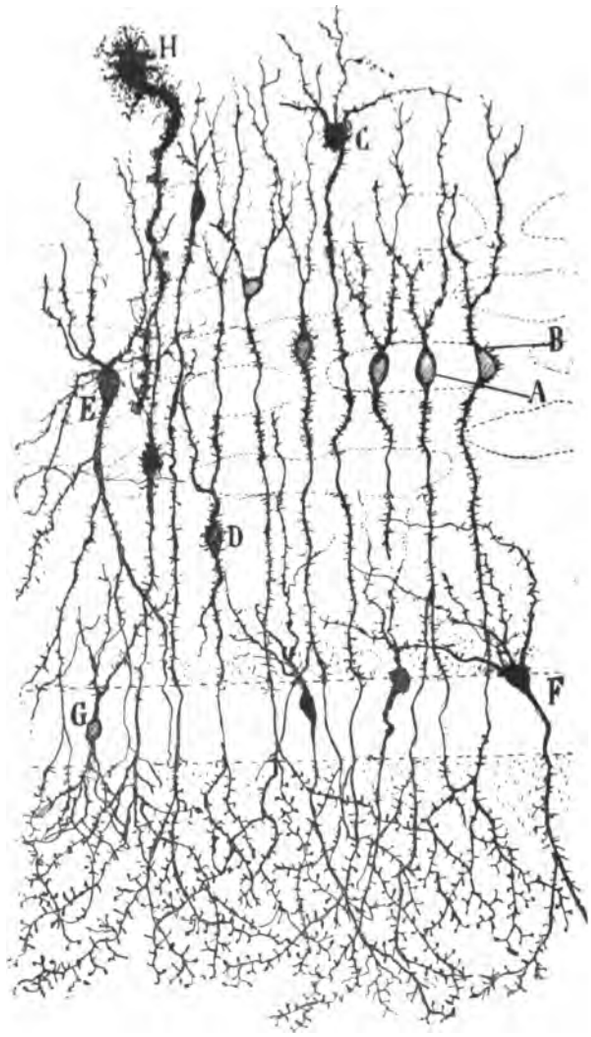


Fig. 1. — Granos del bulbo olfatorio del gato de veinte días. Método de Golgi. — A, cuerpo liso de grano yacente en el centro de un acúmulo celular; B, grano periférico provisto de espinas; D, C, granos espinosos; E, grano voluminoso; G. grano diminuto situado en la capa de células mitrales; F, grano periférico de esta misma zona; H, célula epitelial dislocada.

acaban jamás en los islotes, observándose que al cruzar éstos, presentan un contorno liso al igual de la expansión periférica. Hay una relación

entre la posición del grano y la longitud de estas expansiones: los granos situados cerca de las células mitrales, exhiben largas y ricamente ramificadas expansiones centrales, mientras que los más hondos, fronterizos de la zona de los corpúsculos epiteliales, las exhiben cortas y como rudimentarias, nunca, sin embargo, tan cortas, ramificadas y numerosas como las características del epitelio ó de los elementos neuróglicos. Por no haber considerado atentamente estas diferencias, es por lo que Kölliker ha identificado ambas categorías de elementos, es decir, la célula epitelial y el grano.

Todos nuestros esfuerzos para hallar una expansión central que pueda morfológicamente estimarse como axon, han quedado fallidos; en esto nos hallamos plenamente de acuerdo con Golgi, Cajal, Retzius, van Gehuchten, P. Ramón y Retzius. Así es que, no sin extrañeza, hemos visto en un reciente trabajo de Hill (1), que este autor ha creído demostrar el axon de los granos. La simple inspección de las figuras anexas al texto de este autor, revela con toda evidencia que los elementos en que ha sorprendido el axon, no son granos legítimos, sino células de cilindro-eje corto, ya conocidas por las descripciones de Golgi, Cajal y van Gehuchten.

Así, de los dos tipos de granos con axon, el que Hill cita como tipo primero (fig. 2 de su trabajo), corresponde indudablemente á las células de axon corto descritas por Cajal (véase más adelante), y los reproducidos en la fig. 3, con el nombre de tipo segundo de granos, representan las mitrales dislocadas de van Gehuchten, pero incompletamente coloreadas.

2.° **¿El grano es un elemento neuróglico?** — En vista del parecido morfológico del grano con la célula epitelial, de la existencia de transiciones entre ambas clases de elementos, de la ausencia de expansión funcional, etc., Kölliker considera, en frente de la opinión ya expuesta de Cajal, los granos del bulbo olfatorio como legítimas células de neuroglia. Tocante á la histogenesis, asevera este sabio que los granos más hondos pueden provenir del epitelio y representar células epiteliales dislocadas y algo modificadas, mientras que los granos más superficiales serían progenie de células ectodérmicas, destinada á transformarse directamente en elementos en araña ó células de Deiters.

Sobre el origen de los granos, nuestros estudios no son suficientemente completos para emitir una opinión algo segura; mas acerca de la identificación del grano con el corpúsculo epitelial ó neuróglico, expondremos algunas razones que esperamos contribuirán algo á esclarecer la cuestión:

(1) *A. Hill:* Notes on granules. *Brain.* Vol. 77 y 78, 1897.

1.ª Es sabido que el método de Ehrlich (azul de metileno en inyección, fijación de Dogiel ó de Bethe, etc.), no colorea jamás las células de neuroglia, y sí sólo las células y fibras nerviosas. Testimonios fehacientes de esta verdad hallaremos en grandísimo número en las Memorias de Arnstein, Smirnow, y, sobre todo, de Dogiel. Tampoco Cajal ha logrado jamás colorear dichos elementos con el azul (método de Ehrlich puro); sólo con un método especial de coloración (método de acción anaerea del azul) logró impregnar los epitelios de la retina y encéfalo de algunos vertebrados; en cambio, la célula de Deiters de los mamíferos se mostró siempre refractaria, cualquiera que fuese la forma de empleo del azul de metileno.

Ahora bien, dicho método de Ehrlich, tiñe constantemente y con gran facilidad los granos en el perro, conejo y gato, animales en los cuales hemos efectuado numerosos ensayos. El soma adquiere matiz azul intenso, así como las expansiones, singularmente la descendente, que puede seguirse hasta la zona molecular, donde cabe sorprender su penacho terminal. Solamente que en este penacho, como Cajal ha demostrado en otras células teñidas por el azul, no aparecen claramente las espinas, desaparecidas, sin duda, por causa de la intensa alteración varicosa provocada por el aire ó por otras condiciones todavía enigmáticas. El protoplasma de los granos se comporta, pues, en presencia del azul de metileno como el de las células nerviosas, y hasta se tiñe mucho más fácilmente que el de las células empenachadas, siendo también, bajo este punto de vista, comparable al de los espongioblastos de la retina, elementos singularmente ávidos del azul de metileno.

2.ª La morfología del grano discrepa por completo de la de las células epiteliales y neuróglicas. En la fig. 8, mostramos las células epiteliales y neuróglicas del bulbo olfativo y en la 1, los tipos principales de granos. Compárense ambas figuras y se verá que es de todo punto imposible considerar los granos como elementos epiteliales ó neuróglicos. Aparte las diferencias de forma general, de orientación, de conexiones, hay varios detalles que se oponen á toda confusión: *a*) El soma del grano posee siempre expansiones ascendentes, largas y ramificadas, al paso que la célula epitelial no suele poseerlas; *b*) el grano es liso, ó á lo más exhibe algunas espinas cortas, rara vez ramificadas, mientras que el soma de la célula epitelial y neuróglica aparece erizado de una infinidad de apéndices varicosos, finísimos, ramificados, dispuestos á menudo en forma de tabiques ó laminillas intersticiales, el conjunto de las cuales forma en torno del soma una como atmósfera granulosa, sumamente espesa (figura 8); *c*) el tallo periférico del grano posee solamente ciertas espinas cortas no ramificadas, como los tallos protoplásmicos de las neuronas;

mientras que el tallo de igual nombre de las células epiteliales exhibe, al nivel de los plexos de substancia blanca, infinidad de prolongaciones laminares como mortajas prolijamente ramificadas, las cuales forman en torno de las fibras nerviosas un sistema de alvéolos, comparables en un todo á los formados por los corpúsculos epiteliales de la retina y fibras de Bergman de la capa molecular del cerebelo ; *d*) finalmente, el grano tiene un soma diminuto, pobrísimo en protoplasma, tanto, que á menudo se trasluce el núcleo coloreado en pardo claro, al paso que la célula epitelial ó neuróglica posee un cuerpo voluminosísimo, copioso en protoplasma, á cuyo través el núcleo es siempre imperceptible.

Otras muchas razones militan contra el parecer de Kölliker: la orientación perfecta de los granos, la constancia de su relación con el plexo dendrítico de la capa molecular y, sobre todo, el número enorme de estos corpúsculos existentes en el bulbo olfatorio de todos los vertebrados. En efecto, los granos no faltan, como ha demostrado Pedro Ramón, ni en los peces, reptiles y batracios, donde es dudoso que existan en ninguna parte genuínos corpúsculos de neuroglia; y por cierto que en estos animales, en vez de aproximarse en aspecto á los elementos epiteliales (única representación de la neuroglia en los vertebrados inferiores), discrepan de éstos más todavía que en los mamíferos, pues carecen de todo apéndice central y su cuerpo es perfectamente liso. También Calleja los ha visto lisos y provistos solamente de expansiones periféricas en los urodelos *(pleurodeles Waltii)*.

Todos los expresados hechos son de gran transcendencia para la apreciación del papel fisiológico del grano, y acreditan la previsión de nuestro maestro al considerar este elemento como homólogo de los espongioblastos de la retina. Careciendo los granos de expansión central en peces, batracios, reptiles y aves, no hay más remedio que considerarlos como células amacrinas, de conducción centrífuga, á menos de prescindir de la doctrina de la polarización dinámica; pues si se supone que conducen desde el penacho terminal al soma, sería forzoso admitir que las corrientes emergen del soma y pasan á fibras nerviosas inmediatas, cosa que pugna contra todo lo que los modernos estudios nos enseñan sobre el dinamismo de las neuronas. El grano de los mamíferos representaría, pues, un corpúsculo amacrino, que por haber llegado á una fase más elevada de perfeccionamiento y diferenciación, ha ampliado su aparato colector, añadiendo al soma y tallo principal una colección de dendritas ó de expansiones de conducción celulípeta.

Si el grano poseyera un axon genuíno, el problema de su fisiologismo tendría fácil solución. No habría sino admitir, que tanto las expansiones centrales como la periférica, tienen carácter receptor, y que los impulsos

recolectados provienen de las infinitas colaterales que los axones de las células mitrales y empenachadas desparraman por la capa molecular y plexos nerviosos de la de los granos. Pero la ausencia de axon nos obliga á tentar otras explicaciones.

Una de ellas, y eminentemente racional, ha sido en diversos escritos mentada por Cajal. Tal es la de asimilar estas células á los espongioblastos de la retina, y suponer que los granos se ponen en relación, á la manera de estos últimos corpúsculos, tanto por el soma como por las expansiones, con fibras centrífugas, de las cuales toman corrientes que llevarían á las dendritas de las células mitrales y empenachadas. De este modo podría ó ejercerse una acción motriz sobre los glomérulos, acción representada por un ajuste más íntimo entre los penachos terminales y la arborización de las fibras olfativas, ó acaso exaltar la tensión de la carga del aparato dendrítico de las empenachadas, á fin de que la descarga operada, con ocasión de la recepción del impulso olfativo, fuera más enérgica y difusiva.

Conjeturas son todas estas que ni pueden probarse ni desaprobarse, porque desgraciadamente los métodos fisiológicos son demasiado groseros para permitirnos una tentativa experimental de verificación. Apóyanse en meras analogías, y su valor crecería mucho si, en otros aparatos nerviosos, se demostrara esa acción del cerebro sobre las extremidades nerviosas y dendríticas de las primeras articulaciones de las neuronas sensoriales, recientemente defendida por Duval (1) y Manouelian (2) con el nombre de teoría de los *nervi-nervorum*.

Granos superficiales de Kölliker.— En torno de los glomérulos olfativos yacen, según Kölliker, unos corpúsculos diminutos, piriformes, triangulares ó estrellados, cuyas ramas penetran en los glomérulos, contribuyendo á intrincar todavía más el plexo en éstos existente. La falta de axon de una parte, y la pequeñez del soma de otra, han inclinado al sabio citado á considerar estas células como verdaderos granos, y, por consiguiente, como una variedad también de corpúsculos neuróglicos. Por lo demás, estas células habían sido también vistas por Cajal, quien las tomó por nerviosas y hasta creyó distinguir en ellas una expansión funcional, que podría dirigirse á glomérulos vecinos (3).

Nosotros hemos logrado impregnar perfectamente estas células en muchas preparaciones del gato, perro y conejo. Además, recientemente, nuestro maestro Cajal nos ha proporcionado una serie de cortes del bulbo

(1) *Mathias Duval*: L'amoeboïsme du systeme nerveux. La théorie histologique du sommeil. Les nervi nervorum. *Revue Scientifique*, 12 Mars., 1898.

(2) *Manouelian: Societé de Biologie*, 19 Fevr. 1898.

(3) *Cajal*: Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatorias, p. 11, 1890.

del gato de un mes, en que dichos corpúsculos diminutos aparecen por centenares, perfectamente teñidos, con exclusión de las células empenachadas. Del estudio de todos estos preparados hemos sacado la convicción de que los citados granos superficiales de Kölliker son verdaderos elementos nerviosos, pertenecientes al tipo sensitivo de Golgi, ó sea el designado por Cajal con el nombre de *neuronas de axon corto*.

Son tales células sumamente pequeñas, no pasando de un diámetro de 6 á 8 μ; su forma es ovoidea, esférica ó poliédrica; yacen preferentemente en el contorno de los glomérulos y en los espacios interglomerulares. No pocas se disponen también por encima y por debajo de los glomérulos, tocando muy de cerca á los elementos empenachados más periféricos. Unas pocas, en fin, residen en pleno glomérulo, como ya vió Cajal, y de preferencia en las capas corticales.

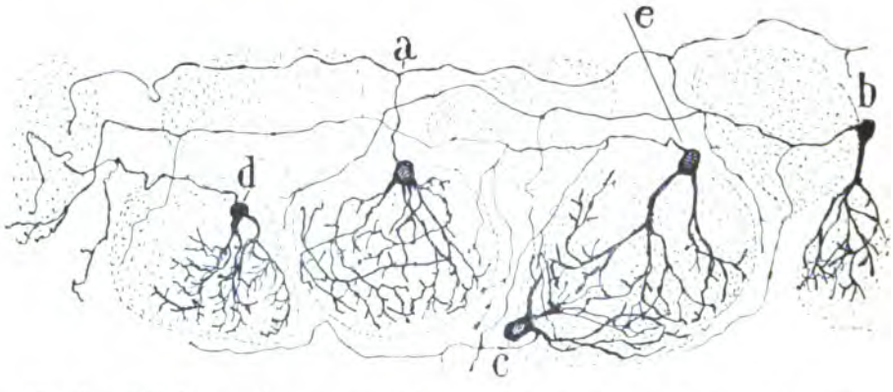


Fig. 2. — Células nerviosas pequeñísimas periglomerulares del gato de un mes (granos superficiales de Kölliker). — *a*, axon que se bifurcaba; *b*, célula cuyo axon emitía colaterales descendentes para los espacios interglomerulares; *d*, célula cuyo axon fino parecía terminar á corta distancia por solas dos ramas; *e*, otra célula provista de tres ramas descendentes.

Desde el punto de vista de la distribución de sus dendritas, pueden distinguirse dos tipos de células periglomerulares: tipo monoglomerular y tipo bi y poliglomerular.

El tipo *monoglomerular* es el más común. Su forma dominante es la estrellada, pero no es raro encontrarla semejante á una pera, semilunar y aun fusiforme. Los elementos francamente estrellados con tallos múltiples suelen residir en el espesor del glomérulo, de preferencia en las regiones corticales, mientras que el tipo piriforme yace exteriormente en los espacios interglomerulares. La escasez de protoplasma es tanta que el núcleo se distingue perfectamente. Las dendritas, cuyo número oscila entre una y cinco ó seis, penetran en el glomérulo, se extienden por una

gran parte del espesor de éste, y ramificándose prolijamente, engendran un plexo sumamente tupido, de ramos finos, varicosos, pero no espinosos. Algunas, sin embargo, presentan expansiones, como vellosas, es decir, cubiertas de apéndices relativamente largos, brotados en ángulo agudo.

Cada glomérulo puede poseer ramajes de cuatro, cinco y acaso de mayor número de estos elementos (fig. 3, *C*). Hay células cuyo ramaje es sobrio en ramillas secundarias y terciarias, no ocupando sino una zona restringida del glomérulo ; otros elementos poseen ramificaciones de gran riqueza y complicación.

El tipo *biglomerular* suele habitar entre los glomérulos. Trátase, en general, de células estrelladas ó fusiformes, de las cuales brotan, ora dos tallos, cada uno de ellos ramificado en un glomérulo vecino (fig. 3, *D*),

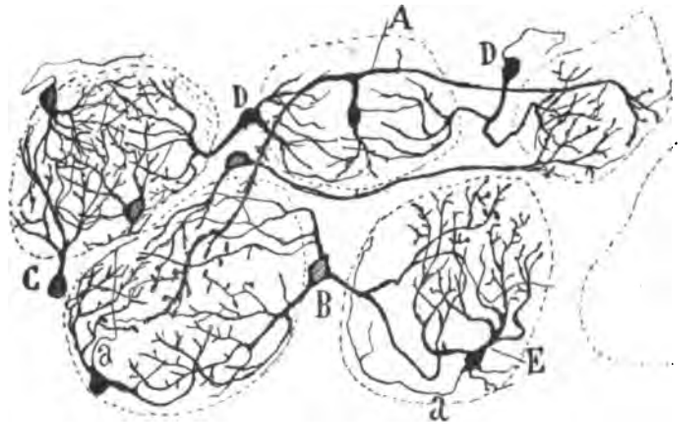


Fig. 3. — Células nerviosas biglomerulares. Gato de un mes. — A, célula que parecía ramificarse en tres glomérulos ; B, D, células biglomerulares ; C, E, células monoglomerulares ; *a*, axon.

ora tres, de los cuales dos pueden repartirse en un sólo glomérulo y el restante en otro (*B*). El modo de ramificación es análogo al precitado de las células monoglomerulares; todas sus ramas se hallan destinadas al espesor de los glomérulos, circunstancia importante que permite separar, al primer golpe de vista, tales elementos de los empenachados inferiores bien descritos por Cajal.

El axon es dificilísimo de teñir y aun más difícil de perseguir, no sólo por su delgadez, sino por su trayecto irregular y flexuoso. La rareza con que se colorea y la dificultad de reconocerlo en muchos casos en medio del *mare magnum* de las finas dendritas brotadas del soma, han sido sin duda los motivos por los cuales Kölliker no ha logrado notarlo. Debemos, sin embargo, confesar que, aun en las mejores preparaciones, un

buen número de corpúsculos de esta clase no revelan la menor señal de cilindro-eje; pero como esta expansión aparece claramente en células exactamente iguales en talla, posición y comportamiento á las que no lo presentan, es imposible desechar la idea de que la falta del axon obedece sencillamente á un defecto de impregnación.

Las figs. 2, 3 y 4, revelan los detalles del curso y ramificaciones del axon de los granos superficiales. En general, éste brota del cabo liso ó periférico del soma, traza una ó dos revueltas iniciales y se hace más ó menos horizontal, caminando flexuosamente por entre los glomérulos, frecuentemente por debajo de éstos y alcanzando á veces larguísimas distancias. Jamás hemos sorprendido en tales axones la menor tendencia á

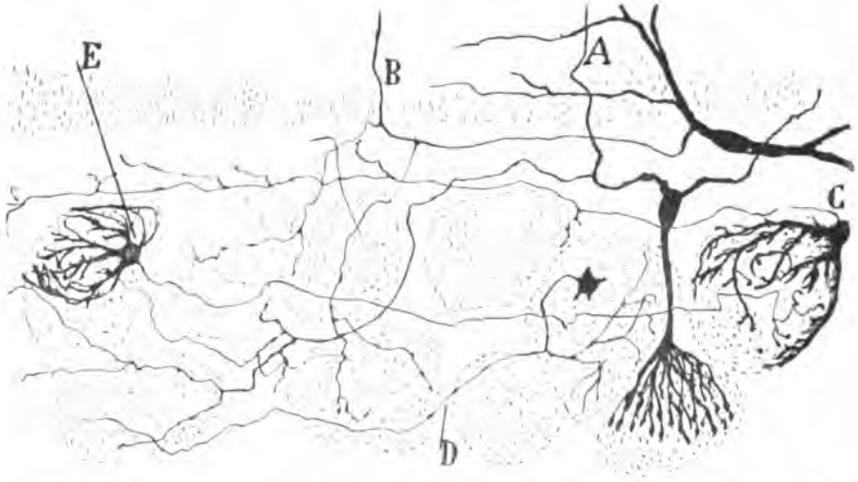


Fig. 4. — Células empenachadas periféricas y células periglomerulares. — A, B, axones de células empenachadas provistas de colaterales periféricas; C, axon de célula periglomerular; D, otro que daba ramas iniciales para la periferia del glomérulo de origen; E, célula cuyo axon parecía acabar en el interior de un glomérulo lejano.

penetrar en la capa molecular, circunstancia importante que los separa de los nacidos en las células empenachadas, los cuales, como se sabe, poseen curso resueltamente central.

En su trayecto horizontal por entre los granos, los finos axones de los elementos periglomerulares, suministran colaterales (fig. 2 y 4) finísimas, de curso intrincado, la mayor parte de las cuales se aplican á los glomérulos, corriendo y ramificándose en sus intersticios. En algún caso nos ha parecido que estas colaterales atravesaban los glomérulos y se arborizaban en el espesor mismo de éstos (fig. 4, *D*). No podríamos, sin embargo, afirmarlo resueltamente, pues es difícil determinar, en las preparaciones

de Golgi, cuando los glomérulos aparecen sin impregnación, si una fibra pasa por encima ó á través de éstos.

Tanto las colaterales como la rama terminal, después de trazar giros variados, acaban ya por una varicosidad, ya por una arborización pobre en ramúsculos, bien en los intersticios glomerulares, bien debajo ó encima de éstos. Algunos axones se bifurcan cerca de su origen, como ocurría en la fig. 2, *a*, y las ramas iguales así engendradas, siguen opuesta dirección, suministrando colaterales para grupos de glomérulos distantes: otras veces, la división del axon genera una rama situada por dentro y otra colocada por fuera de los glomérulos, ambas de igual dirección y provistas de colaterales.

Bajo el aspecto de la longitud y riqueza de colaterales del axon, cabría distinguir dos especies de células: las moderadamente robustas, cuyo axon es larguísimo, horizontal, y provee de colaterales una prolongada fila de glomérulos (fig. 2, *b*, *e*); las más diminutas, de axon finísimo difícilmente coloreable, el cual se agota en los intersticios interglomerulares inmediatos, después de haber emitido solamente dos ó tres colaterales.

La arborización nerviosa de las referidas células, ¿con qué dendritas se conexiona? Para nosotros es indudable que la mayor parte de las mencionadas ramillas nerviosas se hallan destinadas á las dendritas y cuerpo de las células empenachadas inferiores, las cuales, aunque en corto número, habitan entre los glomérulos, y aun entre éstos y la capa de fibras olfativas. De este modo, la excitación recogida por las pequeñas células peri ó intraglomerulares en el territorio glomerular, podría difundirse transversalmente á grandes distancias, interesando en la conducción numerosos elementos empenachados muy alejados entre sí. En suma, los granos superficiales de Kölliker, corresponden á lo que Cajal llama *células de asociación* (cerebelo, cerebro), y que acaso fuera mejor llamar *células de dispersión* ó de diseminación de las excitaciones.

Los intersticios glomerulares poseen, además, otras fibras nerviosas. En la fig. 4, reproducimos algunas de ellas, emanadas de los axones de los elementos empenachados más periféricos. Estas colaterales, que cabría designar *colaterales periféricas de las células empenachadas*, suben á veces desde la frontera de la capa molecular á los espacios interglomerulares, y corren transversalmente por éstos durante largos trayectos, suministrando algunas ramitas, al parecer arborizadas, en los citados intersticios. En ocasiones, el axon de las células empenachadas corre primeramente horizontal, durante dos ó tres glomérulos, y antes de tomar la vuelta de la capa molecular, engendra una colateral periférica ó interglomerular (fig. 4, *A*, *B*).

En resumen, los espacios inter ó intraglomerulares, contienen un plexo de fibras nerviosas, la mayor parte amielínicas, compuesto de tres factores: 1.°, colaterales periféricas de las células empenachadas más superficiales; 2.°, colaterales y terminales de los granos ó pequeños corpúsculos periglomerulares, grandes y chicos; 3.°, trayecto horizontal, á veces algo recurrente de la porción inicial del axon de las células empenachadas. Como estos trayectos horizontales se observan, sobre todo, debajo de los glomérulos, entre éstos y la capa molecular, y como también aquí se encuentran especialmente los largos axones de algunos corpúsculos periglomerulares, resulta construído en esta región un plexo nervioso, bastante rico, en parte medulado, como acreditan los preparados de Weigert-Pal, cuyas fibras dominantes marchan paralelamente á la corteza, aunque en todas direcciones, pero siempre dentro del plano de ésta.

CÉLULAS NERVIOSAS DE LA CAPA DE LOS GRANOS

Como las investigaciones de Golgi y Cajal pusieron de manifiesto, en los plexos nerviosos de esta zona habitan, acá y allá, algunos corpúsculos nerviosos, los cuales podremos distinguir, por el comportamiento del axon en varias especies: 1.ª *Células de Golgi*, es decir, corpúsculos cuyo axon se arboriza en los plexos nerviosos de la substancia blanca; 2.ª, *células de Cajal*, á saber, aquellas cuyo axon va á la periferia á ramificarse en la capa molecular; 3.ª, *células mitrales dislocadas* ó células de van Gehuchten.

Todos estos tipos celulares aparecen en nuestras preparaciones. De ellos no hablaremos circunstanciadamente para evitar repetición de descripciones ya magistralmente hechas por los referidos sabios. Aquí sólo haremos algunas indicaciones sobre los mismos.

Células mitrales dislocadas. — Mencionadas por van Gehuchten muy concisamente y sin detalles, estas células merecen describirse detalladamente, porque en nuestro sentir, su morfología puede arrojar alguna luz sobre el valor funcional de los apéndices espinosos de las dendritas, al paso que confirman la ley de ahorro de espacio establecida por Cajal, y de la cual nos ofrecen abundantes testimonios la retina y el cerebelo.

Lo primero que llama la atención en estas células dislocadas (que yacen en planos diversos de la capa molecular interna, y aun en los plexos vecinos de substancia blanca), es que no se las halla en todos los mamíferos, ó por lo menos su reparto varía mucho en las diversas especies. Así jamás las hemos encontrado en el conejo, rata y ratón. En la colección de Cajal, referente á estos animales, no se ve tampoco ni un corpúsculo de este género. En cambio, son abundantísimas en el gato, hasta

el punto de que, en ciertas regiones del bulbo, casi se tocan lateralmente (figura 5, *b*, *c*). En el perro deben ser mucho más escasas; en muchas preparaciones sólo se han impregnado dos, y aun éstas yacen no lejos de la fila de las mitrales legítimas. Las mitrales dislocadas conservan fiel-

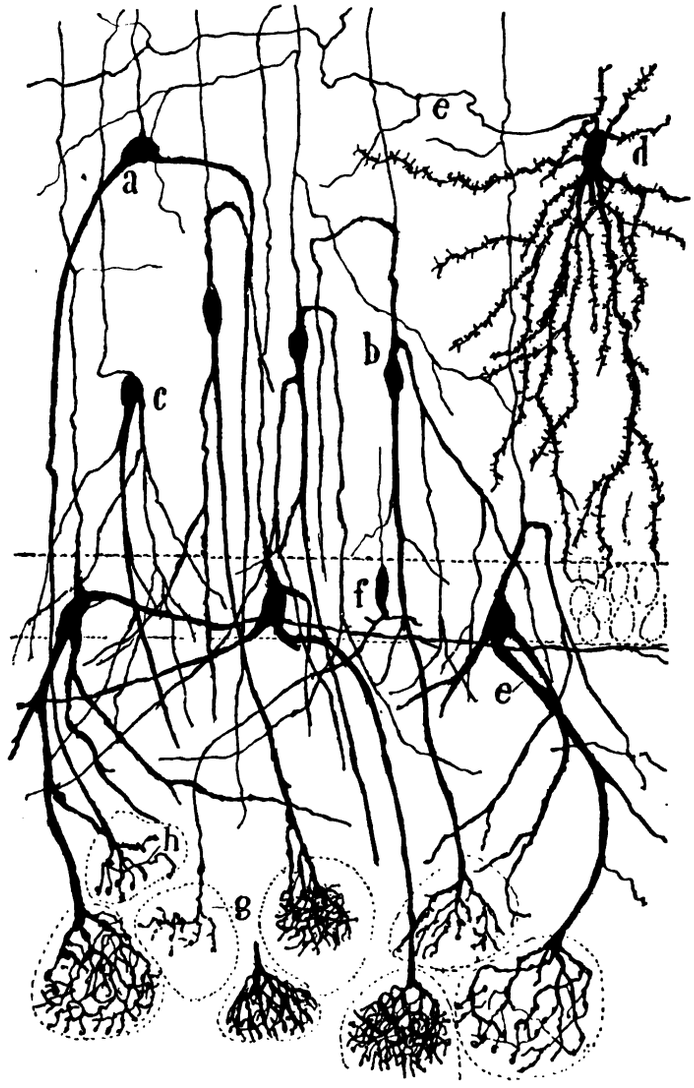


Fig. 5. — Células del bulbo olfatorio del gato de veinte días. — *a*, *b*, *c*, células mitrales dislocadas; *d*, células de axon corto con numerosas expansiones dendritas; *e*, mitral ordinaria cuyo axon emana de una dendrita; *f*, pequeña mitral que suministra un penacho delicado en el glomérulo; *g*, *h*, penacho pequeño emanado de una mitral dislocada.

mente la disposición y conexiones de las dendritas de las mitrales ordinarias. Como en éstas, una de las expansiones, generalmente la más robusta, dirígese á la periferia, cruza las capas de células mitrales y molecular, y se descompone en un penacho intraglomerular. En su itinerario por la capa molecular superficial, puede suministrar ramas colaterales distribuídas en esta zona y conexionadas con los penachos de los granos profundos.

Las expansiones dendríticas internas ó laterales, trazan á menudo un arco de radio variable para dirigirse también á la citada capa molecular y distribuirse, al igual de las dendritas horizontales de las mitrales ordinarias (1). Ningún ramo protoplásmico parece destinado á recoger corrientes en la zona molecular profunda ó en los tabiques nerviosos, y lo que resulta particularmente interesante, ninguna dendrita posee apéndices espinosos colaterales.

Esta última circunstancia es tanto más notable cuanto que todos los corpúsculos yacentes en la zona de los granos, inclusas las células estrelladas del tipo de Golgi y de Cajal, están erizadas de innumerables espinas. ¿Qué debemos inferir de esto? A nuestra manera de ver, la referida disposición nos enseña dos cosas : 1.ª, que las referidas células dislocadas no se han adaptado fisiológicamente al medio accidental en que viven, pues no poseen esas espinas características de todas las células de la zona de los granos ; 2.ª, que, puesto que la citada dislocación no aporta á la célula ninguna adaptación funcional, su significación no puede ser otra que obedecer á la ley de economía de espacio, cabiendo atribuir la dislocación misma, ya á un exceso de corpúsculos mitrales, los cuales sería imposible disponer en una sola hilera, ya también á un defecto en la cantidad de granos ó de células estrelladas de la zona profunda. En nuestro sentir, esta última disyuntiva es la más probable, pues precisamente en el gato, las zonas próximas al *tractus*, es decir, las más pobres en glomérulos, en granos y células estrelladas, son las más copiosas en mitrales dislocadas. La naturaleza, pues, ha querido en este caso llenar un vacío y servir la ley de economía de espacio, de que tan celosa se nos muestra en la retina, según nos han enseñado las investigaciones de Cajal y de Lenhossék.

La total falta de espinas, tanto en las mitrales dislocadas como en las comunes, nos da á entender todavía que las dendritas no necesitan de apéndices espinosos para cargarse de corrientes. Así nosotros reputamos

(1) Los que no creen en la propiedad conductriz de las dendritas, deben meditar sobre este hecho que prueba que, aun en las células dislocadas, no tambian las conexiones de aquellas.

inadmisible la conjetura de Berkley, según la cual la onda nerviosa penetraría exclusivamente en el aparato colector por los citados apéndices. Juzgamos más conforme con los hechos aceptar que, toda dendrita, aun desnuda de espinas, posee capacidad receptora. Las espinas no harían sino aumentar todavía la superficie de entrada de los estímulos nerviosos, permitiendo á un tallo protoplásmico tener conexión con fibrillas nerviosas situadas á distancia. De esta suerte, el radio de acción de las dendritas aumentaría notablemente y con él crecería el número de células de quienes la neurona podría recibir el impulso nervioso.

El *axon* de las mitrales dislocadas, se comporta enteramente como el

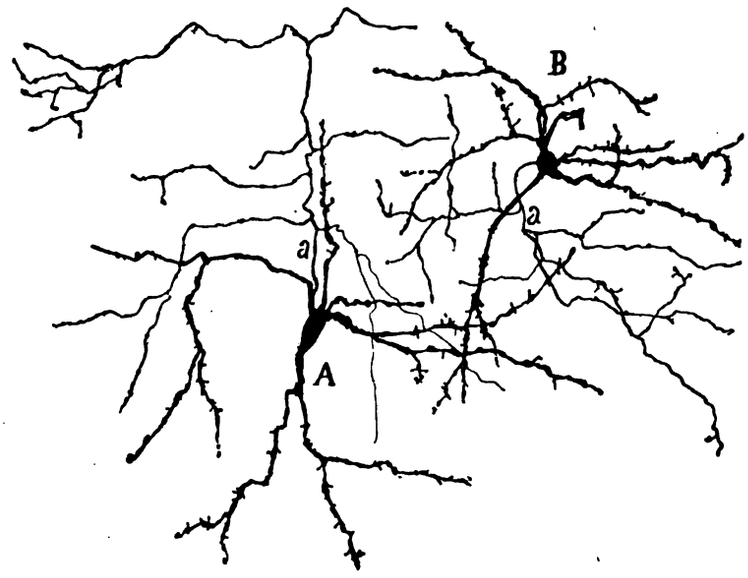


Fig. 6. — Células nerviosas pequeñas situadas en la capa de los granos y no lejos del epitelio.—A, célula cuyo axon se distribuía por dentro, entre los granos más profundos; B, célula cuyo axon se dirigía hacia adentro, aunque se ramificaba en igual zona; *a*, axon.

de las mitrales genuínas; brota, casi siempre, de una dendrita interna, arciforme, confirmando en esto la ley de economía de protoplasma señalado por Cajal, y corre después hacia el eje del bulbo, perdiéndose en la capa de las fibras nerviosas, no sin antes haber suministrado colaterales para los plexos intergranulares.

Células de Cajal ó de axon descendente. — En nuestras preparaciones se muestran tal y como han sido descritas por Cajal. Trátase de células yacentes por lo común en el tercio periférico de la zona de los granos. Su figura es en huso ó triangular, y sus expansiones, fuertemente espinosas,

se dirigen, unas hacia la periferia, otras hacia el centro. Las periféricas se distribuyen principalmente en la capa molecular profunda, alcanzando rara vez la zona de los corpúsculos mitrales. El axon procede á menudo de la principal expansión periférica en armonía con la ley de economía de trayecto, descubierta por Cajal, marcha indivisa comunmente hasta la capa molecular profunda, en la cual sufre varias divisiones. En definitiva, las ramillas formadas, se resuelven en arborizaciones varicosas que rodean los cuerpos de las células mitrales y se ponen en relación con el plexo dendrítico de la zona molecular superficial.

Células de Golgi. — Dos tipos de estos corpúsculos de axon corto se muestran en nuestros preparados. Un corpúsculo pequeño, pobre en expansiones, residente en el tercio superior de la capa de los granos, á menudo rayano de la frontera epitelial; y otro mucho más voluminoso, provisto de expansiones fuertemente espinosas, alojado en el tercio medio ó inferior de la capa susodicha.

El *tipo pequeño* ó profundamente situado aparece en la fig. 6, *A*, *B*. Esférico, triangular ó fusiforme, se caracteriza por la sobriedad de sus dendritas, su pequeña talla, apenas superior á la de los granos gruesos, y por el aspecto varicoso y poco espinoso de sus ramas protoplásmicas. El soma se presenta desnudo y nos ha parecido habitar en las pléyades de granos. En cuanto al axon, es fino, marcha en diversidad de direcciones, y, á poca distancia, se bifurca ó se ramifica complicadamente, engendrando un plexo de finas y granulosas ramillas nerviosas que parecen aplicadas al cuerpo y tallos centrales de los granos profundos.

El *tipo grueso* ó periférico ha sido visto positivamente por van Gehuchten, quien ha llamado la atención sobre el número extraordinario de las dendritas periféricas que ostenta y sobre el aspecto notablemente dentellado de las mismas. Pero como el sabio belga no ha logrado impregnar el axon ó lo ha conseguido en cortísimo trayecto, no ha podido fijar el carácter morfológico de las citadas neuronas. Nosotros hemos sido más afortunados, habiendo logrado perseguir dicha expansión en muchas células, en una área considerable. Como se ve en la fig. 7 y 5, *d*, dicho axon marcha, por lo común, de un modo paralelo á las capas de substancia blanca, se bifurca ó suministra numerosas ramas, y se agota y pierde finalmente en los plexos nerviosos intergranulares. En el axon de la fig. 7, la mayor parte de las colaterales nerviosas iban á estos plexos; sólo un ramo descendía á la zona molecular profunda, aunque sin traspasar el límite inferior de ésta; en la célula *C*, fig. 5, *d*, el axon era larguísimo y fue seguido horizontalmente cerca de un tercio de milímetro, pareciendo agotarse á fuerza de ramificaciones. En la fig. 5 sólo se ha reproducido un trozo de su trayecto.

En suma : todas las células de cilindro-eje corto de la capa de los granos pueden clasificarse en tres grupos : 1.°, células cuyo axon se conexiona con los granos más profundos ; 2.°, células cuyo axon se relaciona con los granos medios y externos ; 3.°, células (las de Cajal), cuyo axon se relaciona en la capa molecular con el plexo protoplásmico formado por las mitrales, las células empenachadas y arborización terminal de granos.

¿Reciben las citadas células de axon corto, corrientes de fibras centrífugas, ó de algunos axones de asociación interbulbar? Imposible contestar á esta pregunta. Ello, de todos modos, es muy posible, puesto que las

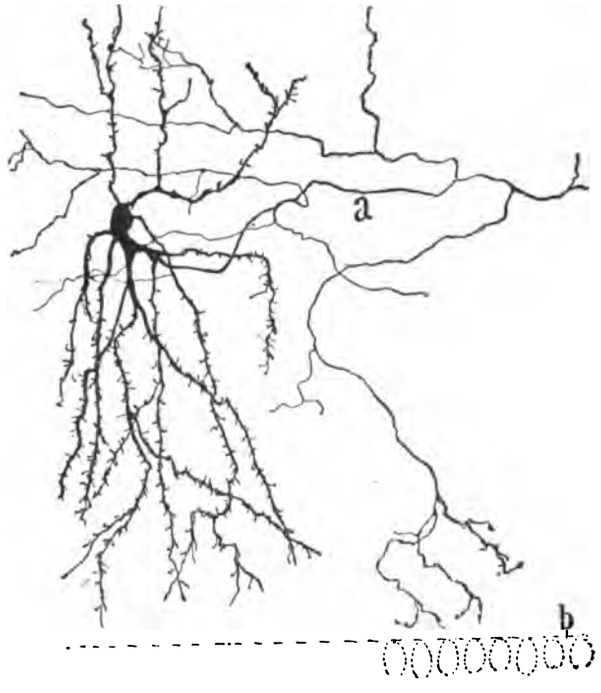


Fig. 7. — Célula gruesa de axon corto situada no lejos de la capa molecular profunda. — *a*, axon ; *b*, línea de las células mitrales.

dendritas de tales células son espinosas y se ponen positivamente en contacto con los plexos nerviosos intergranulares ; pero hoy por hoy, no hay manera de deslindar, entre las fibras de estos plexos, las especialmente consagradas á los corpúsculos de axon corto. Si tales fibras se descubriesen, entonces nada sería más fácil que explicarse la marcha de las corrientes : el impulso nervioso brotado de la corteza cerebral ó de otra parte del encéfalo, iría al soma y dendritas de los mencionados corpúsculos, de éstos se propagaría á los granos, y finalmente, arribaría, por el

penacho periférico de éstos, á las células mitrales y empenachadas, á fin de provocar alguna acción actualmente inimaginable (¿inhibición? ¿carga de corriente? ¿contracciones protoplásmicas?).

NEUROGLIA DEL BULBO OLFATORIO

La neuroglia del bulbo olfatorio ha sido estudiada por Golgi, y sobre todo, por van Gehuchten y Kölliker; pero las descripciones dadas por estos sabios son demasiado incompletas, y no pueden servir para apreciar debidamente el papel que la neuroglia desempeña en el funcionalismo del bulbo. Interesaba, además, en vista de la hipótesis de los hermanos Cajal acerca del papel aislador de los apéndices neuróglicos, y de la conjetura de Weigert, quien asigna á la neuroglia un oficio exclusivamente de relleno orgánico, cómo es en el bulbo, donde tan clara se revela la marcha de las corrientes, y donde existen zonas especiales destinadas á los contactos, la conexión nervioso-neuróglica.

Tal es el objeto del presente estudio. Mas comprendiendo que la neuroglia pudiera no hallarse completamente desarrollada en los animales recién nacidos, y que la disposición de la misma pudiera ser muy otra en el adulto, hemos sometido á impregnación bulbos olfatorios de perro y gato adultos, así como de dos y tres meses. Estos estudios nos han convencido de que, en efecto, la neuroglia, así como las células epiteliales, se modifican en el estado adulto ; por lo cual, las figuras que Kölliker, van Gehuchten, y aun el mismo Golgi, dan de la trama intersticial del bulbo, no corresponden sino muy imperfectamente á los resultados obtenidos por nosotros ; dichos autores han trabajado, de preferencia, en animales recién nacidos ó de pocos días.

Dividiremos, para el objeto de estudiar la neuroglia, el bulbo en las siguientes capas : capa de las fibras olfativas, capa de los glomérulos, capa molecular, capa de los granos, y capa subventricular ó de las células epiteliales.

a) Capa de las fibras olfativas. — Contiene, como ya mostró Golgi, una cantidad enorme de células de neuroglia. Son gruesas, estrelladas ó fusiformes, y yacen entre los haces de fibras olfativas, en todo el espesor de la capa de éstas, y de preferencia cerca de la *pia mater* (fig. 8, *A*). Las más periféricas suelen adoptar forma cónica ó piramidal de base superficial y de vértice interno. Las expansiones son de dos clases: 1.ª Basales ó periféricas, que son recias, granulosas, están provistas á trechos de crestas laminiformes, y penetran en los hacecillos nerviosos para separar y aislar las fibrillas olfativas. Entre todas estas expansiones se halla en ocasiones una más recia que las otras, terminada por bajo de la pia, median-

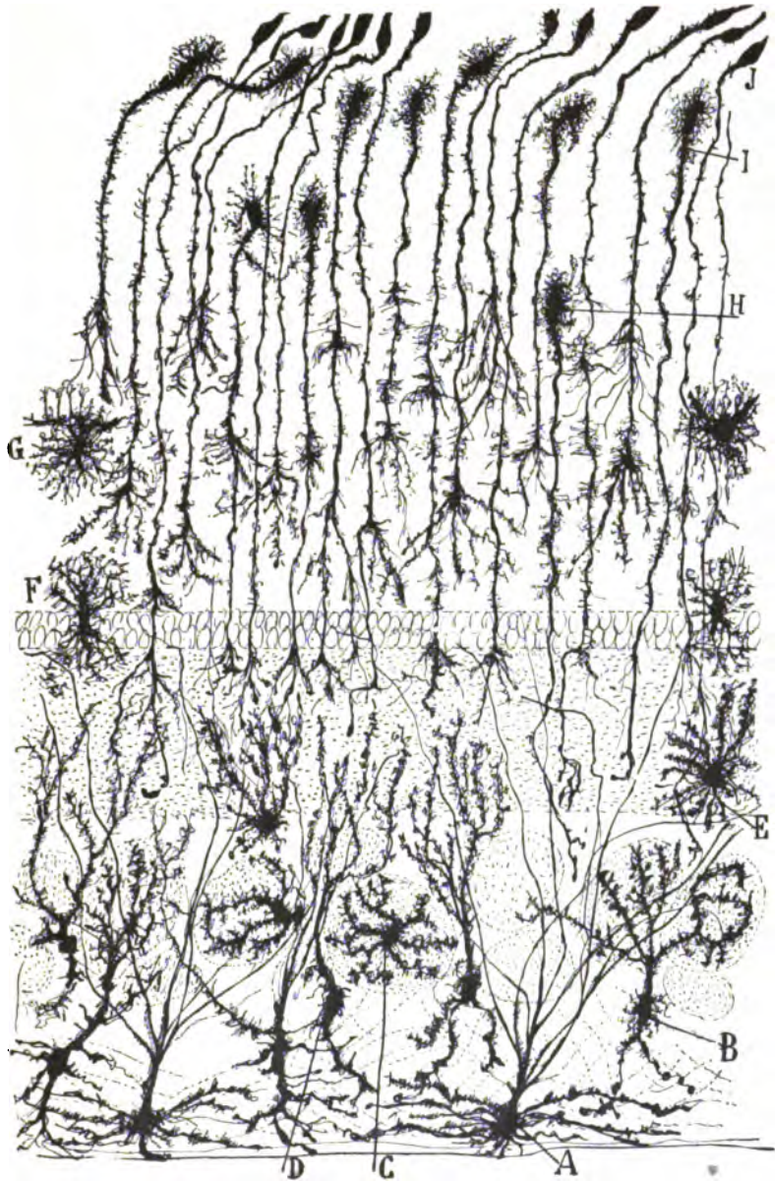


Fig. 8. — Células de neuroglia del bulbo olfatorio del gato de dos meses. — A, células neuróglicas de la capa de las fibras nerviosas ; D, neuroglia interglomerular ; B, C, células neuróglicas cuyas expansiones se arborizan dentro de los glomérulos ; E, células neuróglicas de la capa molecular ; F, neuroglia de la capa de células mitrales ; G, neuroglia de la capa molecular profunda ; H, I, células epiteliales dislocadas ; J, epitelio propiamente dicho.

te un engrosamiento. 2.ª Expansión central, gruesa en su arranque, y bien pronto resuelta en un haz de fibras lisas, no ramificadas, distribuídas en todo el espesor de la capa molecular, á la cual pasan por entre los glomérulos (fig. 8, *A*). Este tipo celular pertenece seguramente á las células neuróglicas de largas radiaciones de Kölliker, el único que parece colorearse, según ha demostrado Cajal, por el método de Weigert. Acaso fuera mejor considerarlo como un tipo mixto comparable al descrito por Terrazas (1) en la capa de los granos del cerebelo, puesto que sus expansiones internas son lisas (menos en su arranque, que pueden presentar laminillas ó aletas colaterales) y las externas varicosas y provistas de expansiones laminares.

Capa de los glomérulos.— Encierra dos tipos neuróglicos: *células intraglomerulares* y *células peri ó interglomerulares.*

Las *intraglomerulares* (fig. 8, *C*) son elementos recios, estrellados, yacentes en diversos segmentos del espesor de los glomérulos y provistas de cinco, seis ó más expansiones robustas, erizadas de espinas y laminillas ramificadas, y exclusivamente repartidas en el territorio glomerular. Con un buen apocromático, se advierte que los citados apéndices colaterales constituyen una especie de esponja ó sistema de alvéolos en los cuales se alojan las porciones de las fibras nerviosas y expasiones protoplásmicas intraglomerulares que no deben entrar en relación recíproca. Es para nosotros indudable que aquellos huecos que se notan en el plexo nervioso intraglomerular completamente impregnado, corresponden positivamente á los cuerpos de estas células de neuroglia, celulas, por otra parte vistas, pero mal descritas y representadas por Golgi, puesto que no menciona el carácter esencial de las mismas, que es la presencia de las expansiones laminares colaterales.

Las células *periglomerulares* son muy robustas, alargadas y en su mayor parte residen por fuera de los glomérulos, entre éstos y las fibras olfativas (fig. 8, *B*, *D*). Algunas moran también entre los glomérulos y aun debajo de la capa molecular. Poseen: expansiones basilares, pocas en número, notablemente vellosas, y destinadas á separar entre sí las células nerviosas periglomerulares y aun los haces más hondos de fibras olfativas; y un tallo central espeso, bien pronto resuelto en un penacho terminal de ramificaciones esponjosas ó alveolares. Este penacho penetra unas veces en el espesor de los glomérulos, pudiendo extenderse á uno, dos y aún tres de éstos (fig. 8, *B*); pero en otros corpúsculos se le ve cruzar por un intersticio interglomerular, ganar la capa molecular subyacente y desparramarse por el espesor de ésta, en donde engendra, con expansiones de

(1) *Terrazas:* Notas sobre la neuroglia del cerebelo, etc. *Rev. trimestral micrográfica.* Tomo II, 1897.

igual índole emanadas de células neuróglicas autóctonas, un plexo muy espeso, ó mejor un sistema de alvéolos en los cuales quedan parcialmente encerradas las fibras y células de la referida capa molecular (fig. 8, *D*).

Capa molecular. — Posee células neuróglicas estrelladas de la misma especie de las antes nombradas, sólo que son mucho más diminutas, y á menudo afectan figura francamente estrellada (fig. 8, *E*). Algunas yacen en el espesor de la zona molecular ; otras habitan el contorno externo de éstas ; unas pocas, por último, yacen en la proximidad de la zona de los corpúsculos mitrales. La zona molecular es también paraje de terminación de los penachos últimos más ó menos atrofiados de los corpúsculos epiteliales, según señaló ya van Gehuchten.

Capa de las células mitrales. — Contiene escasos elementos de neuroglia, de forma estrellada, algo estirados en sentido radial y habitantes, ora en el estrato mismo, ora en sus fronteras. Las expansiones, cubiertas también de apéndices y excrecencias laminosas, se disponen en plexo complicado en las dos capas moleculares contíguas ; solamente unas pocas expansiones laminares, poco prolongadas, parecen destinadas á los intersticios de las mitrales, cuyos contactos recíprocos son además evitados mediante la presencia de los tallos periféricos de las células epiteliales.

Capa de los granos.—Encierra dos clases de corpúsculos neuróglicos: las *células epiteliales dislocadas*, y los *corpúsculos neuróglicos de cortas radiaciones.* Las células epiteliales dislocadas han sido vistas por todos los autores que han aplicado el método de Golgi, siendo van Gehuchten el que más detalladamente las describe ; pero como sin duda ha trabajado en animales recién nacidos, no ha podido observar la fase adulta de tales elementos, la cual difiere en algunos rasgos esenciales de la correspondiente á las primeras épocas evolutivas. En la fig. 8, *H*, reproducimos algunos de estos corpúsculos tomados del gato de dos á tres meses, es decir, de una edad en la cual cabe suponer que los elementos neuróglicos están definitiva, ó casi definitivamente, modelados. Repárese que el cuerpo, yacente en diversos planos de la capa que estudiamos, pero sobre todo en la región central de la misma, carece de prolongación interna y está rodeado de una como aureola de apéndices granulosos, prolijamente ramificados y tan próximos entre sí, que es muy difícil diferenciarlos bien, aun con objetivos de mucho aumento.

De la porción periférica brota un tallo primeramente grueso y ulteriormente más delgado, que cruza toda la zona de los granos, gana la de las células mitrales para acabar finalmente en distintos planos de la molecular, ya por un penacho de ramas recias y varicosas (fig. 8), ya por un fleco de expansiones laminares que recuerdan la pata de las palmípe-

das. Esta terminación, que en los animales recién nacidos se verifica encima de los glomérulos y aun entre los mismos, parece en el adulto haberse retraído algo, pues en la mayor parte de los casos, la hemos hallado en los límites externos de la capa molecular y aun en plena capa de los granos (fig. 8); bien que en las células que se mostraban singularmente cortas no pueda excluirse la hipótesis de un defecto de impregnación. Pero el rasgo más genuíno de la célula epitelial luxada adulta, consiste en la cantidad enorme de expansiones colaterales ramificadas, destinadas á las zonas de fibras nerviosas. Estas ramas colaterales, proceden á menudo en ángulo recto, se insinúan entre las fibras nerviosas y expansiones de granos yacentes en los citados plexos, y engendran en ésta una urdimbre como esponjosa, semejante á la descrita por Cajal en la capa molecular del cerebelo. De trecho en trecho y correspondiendo generalmente al límite central de alguna pléyade de granos, los apéndices se multiplican y alargan, generando una especie de borla rizada cuyos apéndices corren unos por dentro del límite susodicho y otros, más ó menos lisos y radiales, pasan por entre los cuerpos de los granos para impedir sus contactos. Cada célula epitelial puede formar dos ó más flecos de este género, el último de los cuales habita, ya en la capa molecular interna de Cajal, ya en la molecular externa.

Es de notar un detalle que tiene su interés. Los tallos de las células epiteliales, son lisos ó casi lisos durante el paso de los mismos por las pléyades de granos, y exageran sus ramificaciones en los plexos nerviosos; de suerte que la inmensa mayoría de las expansiones parece destinada á llenar los intervalos existentes entre la infinidad de ramas protoplásmicas y nerviosas no meduladas yacentes en el estrato de los granos y capas moleculares.

El otro tipo celular corresponde exactamente á la categoría neuróglica de cortas y velludas radiaciones : vive de preferencia en las capas intergranulares (fig. 8, *G*) y se advierte asimismo que sus expansiones, cuando pasan por entre los granos, son más lisas y sobriamente ramificadas que cuando se insinúan entre las prolongaciones de los granos.

Capa sub-ependimal ó de las células epiteliales genuínas.—En los mamíferos, debajo del epéndimo, existe una espesa zona habitada exclusivamente por los cuerpos de las células epiteliales. Estas exhiben un cuerpo ovoideo, liso ó con ligeras excrecencias, una expansión central con algunas crestas y grumos de acomodación y una prolongación periférica, ondeada en su arranque, para acomodarse al soma de los corpúsculos congéneres, y la cual, llegada á la capa de los granos, se comporta lo mismo que la de las células epiteliales dislocadas (fig. 8, *J*). En suma, la presencia de expansión central prolongada hasta el epéndimo, la sobriedad de

las excrecencias del soma y arranque del tallo periférico, y la situación sub-ependimal, son los rasgos que, al primer golpe de vista, permiten distinguir estos elementos de las células epiteliales dislocadas.

Añadamos, todavía, que en el gato y perro adultos, así como en el hombre, los gruesos haces de fibras nerviosas meduladas profundas contienen células estrelladas de lisas y largas radiaciones.

Los hechos que acabamos de reseñar acerca de la disposición de la neuroglia nos parecen más favorables á la opinión de los hermanos Cajal que á la de Weigert, bien que en el estado actual de la ciencia sea imposible formular un dictamen definitivo. Vemos, en efecto, que allí donde las fibrillas nerviosas carecen de mielina, tal como en la capa de las fibras olfativas, la cantidad de fibras neuróglicas es enorme, existiendo, para impedir los contactos de éstas, multitud de crestas y apéndices colaterales de acomodación. Lo mismo ocurre en los glomérulos, espacios interglomerulares, y capas moleculares: los contactos entre las innumerables expansiones dendríticas que se concentran en estos plexos y las fibrillas nerviosas ameduladas, es asimismo evitado á favor de las citadas laminillas intersticiales neuróglicas, constitutivas, como dejamos dicho, de una especie de esponja en la cual se hallan cogidas todas las ramificaciones celulares. En una palabra, la neuroglia aisladora se halla precisamente en todos los parajes del bulbo donde yacen próximos muchos conductores distintos, y en donde, por tanto, el riesgo de la difusión informe del impulso olfativo era mayor. La neuroglia, pues, tendría en este caso la misión de encauzar las corrientes, aislando unas de otras todas las expansiones próximas pertenecientes á sistemas de conducción independiente. En cambio, los corpúsculos de largas radiaciones dominarían en las regiones formadas exclusivamente por tubos medulados y en donde no es necesario el citado encauzamiento.

¿EXISTEN FIBRAS NERVIOSAS DE ORIGEN BULBAR PENETRANTES EN LOS GLOMÉRULOS?

La doctrina de la polarización dinámica, creada por Cajal, sobre la base del modo de terminación de los nervios sensoriales, tiene en el bulbo olfatorio un gran argumento, según han reconocido van Gehuchten, His, Edinger, Lenhossék, Retzius y Kölliker. El hecho fundamental, favorable á dicha doctrina, es el siguiente: en los glomérulos, se ramifican exclusivamente las fibrillas nerviosas olfativas sin que ninguna de ellas pase más adentro, y, á recoger el impulso olfativo depositado en tales territorios por las citadas fibrillas, llegan solamente las expansiones protoplásmicas de las células mitrales y empenachadas; y como nin-

guna fibra nerviosa, colateral ó terminal, procedente del espesor del bulbo olfatorio penetra en la trama glomerular, no queda más recurso que admitir una transmisión por contacto, entre las fibras olfatorias y los susodichos apéndices protoplásmicos. Los hechos aducidos y la explicación en ellos fundada, son tan claros, tan fáciles de demostrar, que ningún autor no comprometido por la defensa de teorías personales, ha dejado de prestarles asenso. Así es que, no sin asombro, vemos todavía á Golgi y su discípulo A. Monti, aferrados á la idea de que las expansiones protoplásmicas penetrantes en los glomérulos, no sirven á la conducción, pasando exclusivamente la corriente olfativa, á lo largo de axones y colaterales nerviosas. En efecto, Golgi (1), en un artículo crítico, muy poco imparcial, sobre los nuevos trabajos acerca del bulbo olfatorio, recuerda la existencia de colaterales nerviosas recurrentes, las cuales, brotando del axon de corpúsculos empenachados y del de otras células más profundas del tractus olfativo, tendrían su terminación en los glomérulos, donde se anastomosarían con las fibrillas olfativas. Estas colaterales no habrían sido, según el sabio italiano, coloreadas en los preparados de Cajal. Y por su parte A. Monti (2), ardiente discípulo de Golgi, en un breve trabajo sobre el asunto, pretende refutar la teoría del contacto, asegurando haber visto llegar á los glomérulos colaterales recurrentes emanadas de los axones de las pequeñas células en pincel (*células empenachadas inferiores* de Cajal). Estas colaterales formarían dentro del glomérulo una red positiva, continuada periféricamente con las fibrillas olfatorias.

Ante semejante insistencia, ante el empeño de defender á todo trance una doctrina rechazada unánimemente por los histólogos más insignes, nosotros podríamos simplemente inhibirnos del asunto, y consignar tan sólo que jamás hemos logrado ver las referidas fibrillas recurrentes, á pesar de haber examinado algunos cientos de buenas preparaciones, en las cuales, innumerables fibrillas olfatorias se presentaban completamente impregnadas. Mas como no podemos menos de suponer que Golgi y Monti proceden de buena fe, y han visto positivamente alguna disposición capaz de inducirles á pensar en la existencia de la citada conexión, nosotros hemos procurado hallar las fibras que dichos sabios han tomado por nerviosas y recurrentes. Estas fibras son varias y de muy diversa naturaleza. Helas aquí:

1.ª Fibrillas colaterales de células empenachadas inferiores. En efec-

(1) *Golgi*: Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, II Band, 1892. Artículo *Nervensystem*. Wiesbaden, 1893.

(2) *Monti*: Sulla fina Anatomia del Bulbo olfattorio. Fatti vecchi e nuovi che contradicono alla teoria dei Neuroni. Paris, 1895.

to, existen, como ya dejamos dicho, algunas colaterales recurrentes de células empenachadas, pero estas fibrillas se arborizan exclusivamente entre los glomérulos y jamás dentro de ellos. El examen de cortes finos en alcohol ó en xylol, á fin de evitar la excesiva transparencia que el bálsamo ó la resina Damar presta á los glomérulos, permitirá reconocer la verdadera topografía de las citadas colaterales.

2.ª Colaterales de axones de células mitrales. Estas pueden llegar hasta la capa molecular, pero nunca ingresan en los glomérulos ni llegan á la frontera profunda de la zona de éstos.

3.ª Penachos terminales de células epiteliales. En los mamíferos recién nacidos ó de pocos días, se hallan á veces fibras radiales que terminan sobre ó entre los glomérulos por un penacho de ramas fuertemente varicosas. Estas fibras, cuando son delgadas y no se colorean hasta la célula de origen, pueden ocasionar errores de interpretación.

4.ª Finos apéndices dendríticos emanados ya de mitrales dislocadas, ya de mitrales diminutas yacentes en su línea normal. También dichos tallos, que se ramifican sobriamente dentro de los glomérulos, pueden pasar, á un examen superficial, como fibras nerviosas de marcha centrífuga (fig. 5, *g*, *h*).

En suma, jamás una fibra nerviosa nacida en el bulbo ó llegada de otros centros acaba dentro de los glomérulos. Y aunque semejante terminación se hallara alguna vez, á fuerza de rebuscar en cientos de preparaciones, ¿en qué este hecho se opondría á la teoría del contacto y la doctrina de la polarización dinámica? Dentro de esta doctrina, el hecho se explicaría sencillamente con sólo imaginar que ciertas células empenachadas propagan la corriente de dos modos, directo é indirecto ; es decir, directamente por el axon, é indirectamente ó mediante las colaterales de éste, las cuales, al nivel de los glomérulos vecinos, entrarían en relación por contacto con los penachos dendríticos de otros corpúsculos de la misma especie.

Mas donde la doctrina de Golgi y Monti muestra todo su débil fundamento, es al no dar ninguna importancia á los hechos más esenciales de la construcción del bulbo. De creer á estos sabios, resultaría : 1.° Que en los glomérulos se terminarían, sin objeto, por puro capricho, millones y millones de expansiones dendritas de células mitrales, empenachadas medias é inferiores, y sus admirables penachos, en íntimo contacto con las fibras olfatorias, vendrían á ser tan sólo un adorno sin más objeto que servir de eterno punto de interrogación á los neurólogos. Es más, las famosas células mitrales no servirían de nada á pesar de engendrar las fibras más gruesas de la raíz externa del nervio olfatorio, pues, como hace notar Kölliker, con la doctrina de Golgi quedarían totalmente

excluídas de todo oficio conductor olfativo. 2.° Cesando millones y millones de fibrillas olfativas dentro de los glomérulos y emergiendo aparentemente de éstos las raras y escasísimas fibrillas recurrentes de Golgi y Monti (porque es imposible de todo punto creer que hayan hallado muchas fibras que tengan apariencia de terminación en los glomérulos), resultaría que la corriente llegada de la mucosa olfativa, quedaría, para la inmensa mayoría de sus conductores, definitivamente interrumpida en las fronteras mismas del aparato olfativo.

Hagamos notar, además, que las citadas fibras recurrentes faltan por completo en los vertebrados inferiores, en los cuales, como han demostrado los hermanos Cajal, Calleja, Edinger y otros, también los glomérulos existen, y constituyen el único punto de encuentro de las fibras olfativas y de los penachos protoplásmicos de las células bulbares; lo que revela, dicho sea de pasada, la gran importancia de la conexión nervioso-protoplásmica ocurrida en los glomérulos, puesto que no falta jamás en ningún vertebrado.

En resumen, la opinión de Golgi y Monti no tiene en su apoyo hechos bien observados, sino falsas interpretaciones. Para que la doctrina de estos autores acerca de la conducción exclusiva por axones y colaterales nerviosas pudiera discutirse formalmente, sería preciso que estos sabios consiguieran preparaciones en donde aparecieran de modo indubitable estos dos hechos : 1.°, la existencia en algún vertebrado de glomérulos en los cuales no penetre ninguna expansión dendrita procedente de mitrales ó de células empenachadas ; 2.°, la presencia de fibras olfativas que, traspasando las fronteras del glomérulo, se continúen sin interrupción con axones ó colaterales nerviosas de células empenachadas. Sin echarla de profeta, creemos no equivocarnos al vaticinar que ni Golgi ni sus discípulos tendrán jamás la fortuna de sorprender los referidos hechos.

Recientemente Manouelian (1), con ocasión de la defensa de la ingeniosa teoría de Duval acerca de los *nervi nervorum*, ha creído hallar en el espesor del bulbo olfativo fibras nerviosas centrífugas, llegadas acaso del cerebro, y las cuales acabarían en pleno glomérulo, á beneficio de una sobria ramificación libre. Mediante estas fibras centrífugas, que Manouelian compara á las halladas por Cajal en la retina, los centros nerviosos obrarían sobre la articulación nervioso-dendrítica de los glomérulos, reglando el ajuste é impidiendo ó facilitando el paso de las corrientes.

(1) *Manouelian: Societé de Biologie*, 19 fevrier 1898. Véase también: *L'annee psychologique*, Paris, 1898, p. 447, y la tesis de Deyber: Etat actuel de la question de l'amoeboidisme. Steinheil. Paris, 1898.

No negaremos el aserto de Manouelian, que tiene el mérito de encajar bien en la doctrina corriente acerca del funcionalismo de los sentidos; pero debemos confesar que no hemos logrado poner en evidencia las citadas fibras. ¿Será que dicho sabio ha tomado por fibras nerviosas algunas finas dendritas de mitrales diminutas y de mitrales dislocadas, como, por ejemplo, las que mostramos en la fig. 5, *g*? Para fallar este punto fuera necesario no atenerse solamente á la descripción y dibujo dados por este autor, sino examinar sus preparaciones y compararlas con las nuestras. Reservamos, pues, nuestra opinión sobre este particular, en espera de nuevas informaciones.

ESTRUCTURA FINA DEL CONO TERMINAL DE LA MÉDULA ESPINAL

POR

S. RAMON CAJAL

Como es sabido, llámase *cono terminal* aquella porción apuntada y breve en que inferiormente acaba el engrosamiento lumbar, y de donde brotan los nervios coxígeos y el *filum terminale*.

La anatomía macro-microscópica de esta región de la médula, se conoce bien gracias á los trabajos de Rauber, Krause, Luschka, Trolard, Tourneaux, A. Charpy y otros. Pero nadie, que nosotros sepamos, ha aplicado al estudio de esta región medular los métodos de Ehrlich y de Golgi. Así, las recientes obras cencernientes á la estructura de los centros nerviosos debidos á Obersteiner, Lenhossék, Kölliker y Edinger, no detallan la fina estructura del referido segmento medular ó suministran de ella nociones harto incompletas.

Y sin embargo, la estructura del susodicho paraje medular es interesante bajo varios aspectos. Uno de ellos es el modo de terminación de los axones de las vías cortas y de las ramas descendentes de las radiculares sensitivas. Por lo general, se cree que las arborizaciones terminales de los axones tienen parecida extensión y relaciones que las colaterales de ellos brotadas, y se da igualmente como verosímil, que la rama descendente de las raíces sensitivas acaba también, como las colaterales de éstas, en plena substancia gris del asta posterior ; pero estas suposiciones, basadas en algún caso de positiva observación efectuada por nosotros en la médula cervical y dorsal, merece confirmarse en la médula sacra, segmento nervioso singularmente favorable, según puede presumirse, para dar cima á semejante indagación.

En efecto, en la médula sacra, acaban súbitamente infinidad de conductores de todas especies : fibras de la vía piramidal, ramas descendentes de radiculares, vías cortas del cordón antero-lateral, etc. ; por virtud de lo cual los cortes transversales de dicho órgano, coloreados por el método de Golgi, deben presentar muchas más arborizaciones terminales de axones que cualquiera otra región del eje cefalo-raquídeo, en donde, por

causa del número extraordinario de colaterales y de la rareza de las arborizaciones finales de cilindros-ejes, no es posible determinar bien el modo de enlace de estas últimas con los focos de substancia gris.

Fig. 1. — Corte longitudinal del cordón posterior del cono terminal del gato.—R, raíces posteriores; *a*, ramas transversales de la bifurcación; *b*, radicular dividida en ascendente y descendente; *c*, radicular dividida en rama ascendente gruesa y descendente fina; *d*, radicular cuyas dos ramas parecían ascendentes; *c*, radiculares finas divididas en ramas próximamente iguales; *f*, colaterales; *h*, radicular que parecía dar dos ramas ascendentes; *g*, radicular fina que no exhibía rama descendente.

Habiendo empleado de preferencia el método del cromato argéntico, nos hemos visto obligados á utilizar animales jóvenes, no tan jóvenes, empero, que la citada región medular mostrara disposición excesivamente embrionaria. El gato de quince días á un mes ha sido el animal más aprovechado. Sin embargo, hémonos también servido, en algunos casos, de animales recién nacidos y aun de fetos, á fin de lograr la coloración de las raíces posteriores, cuya mielinización es muy precoz. El método de Ehrlich y el de Weigert han sido usados también en animales adultos y á título de recursos complementarios.

Raíces posteriores. — Cuando se examinan cortes tangenciales y longitudinales del cordón posterior de médulas muy jóvenes (región sacra), las raíces posteriores aparecen recubriendo totalmente la substancia blanca y dirigidas de abajo á arriba. Esta orientación resulta una excelente referencia para averiguar la posición y dirección de las ramas de bifurcación de la raíz. Por lo demás, la citada orientación no es rigurosamente ascendente: según mostramos en la fig. 1, *R*, cada manojo radicular marcha primeramente de abajo á arriba y de dentro á afuera, describe luego un arco ó recodo de concavidad interna, é ingresa finalmente, y de un modo oblícuo, en el cordón posterior. Como este cordón se muestra notablemente adelgazado, la región de las bifurcaciones es sumamente superficial, correspondiendo en los cortes

transversales próximamente á la unión del tercio externo con los dos internos de la substancia de Rolando (fig. 2, *A*).

Una vez arribadas al cordón posterior, la disposición de las radiculares sensitivas es harto variable, según demostramos en la fig. 1. La mayor parte de las fibras, sobre todo si la observación recae en la región superior del cono terminal, sufre la clásica bifurcación bien conocida; pero rara vez ambas ramas ofrecen espesor equivalente; por lo común, la ascendente es más gruesa que la descendente, disposición que se acentúa á medida que se estudian segmentos medulares más inferiores (*c*).

Un comportamiento también muy común es el mostrado en la fig. 1, *a*. De las dos ramas de la radicular una es ascendente y frecuentemente más robusta que la compañera; pero esta última no es descendente, sino transversal y externa, como revelan los cortes horizontales. Semejante rama externa corre hacia fuera por el límite externo de la substancia de Rolando, costea el ángulo terminal de ésta, y por último, se resuelve en una arborización complicada, extendida por el tercio externo de la referida substancia. Como las fibras de este género son bastante numerosas (fig. 2, *D*), los cortes transversales en las preparaciones bien impregnadas, muestran constantemente un haz curvilíneo, tangencial, situado por fuera de la porción exterior de la substancia de Rolando, haz que llamaremos *fascículo sensitivo* ó *radicular transversal*. En este haz ingresan también no pocas veces colaterales robustas, nacidas de la rama ascendente, pero muy cerca del tallo (fig. 2, *A*).

En los cortes transversales vense también á veces ramas nacidas de la región de la bifurcación radicular y dirigidas hacia adentro para terminar, después de costear la frontera postero-interna de la substancia de Rolando en la porción interna de ésta. Ignoramos si estas fibras transversales internas pueden considerarse como colaterales ó como ramas de bifurcación del tallo radicular.

El curso transversal de la rama inferior obedece quizás al enorme desarrollo que en el cono terminal alcanza la substancia de Rolando, con relación al cordón posterior, y á la brevedad notable de la rama descendente. En efecto, debiendo ésta distribuirse (y este supuesto, parece verosímil en otros puntos de la médula) en un plano más externo de la substancia gris que la ascendente, y hallándose el foco terminal á muy corta distancia, el trayecto de dicha rama en la región medular sacra no podía ser completamente descendente, sino más ó menos transversal. Por lo demás, entre las ramas descendentes horizontales y las genuínamente descendentes, vénse gradaciones de oblicuidad, lo que confirma la expresada suposición.

Todavía se observan otras disposiciones. Algunas pocas fibras mostra-

ron ascendentes ambas ramas (fig. 1, *h*, *d*) y no han faltado ejemplos en que ha sido imposible descubrir rama descendente *(g)*.

Colaterales del cordón posterior. — El cordón posterior del cono medular terminal se adelgaza considerablemente, constituyendo en las porciones más inferiores una simple lámina transversal de tubos nerviosos, ligeramente espesada, cerca de la línea media. Para entendernos mejor,

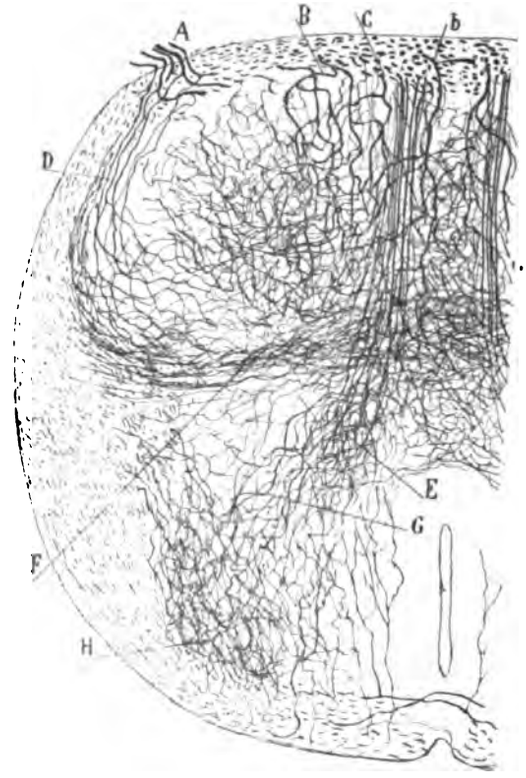


Fig. 2. — Colaterales y terminales de la substancia blanca del cono terminal de la médula. — A, radiculares sensitivas; B, robustas fibras terminales del cordón posterior distribuídas en la substancia de Rolando; C, fascículo sensitivo-motor nacido de la región triangular del cordón posterior; D, haz de ramas radiculares transversales; E, plexo nervioso del foco gris intermediario; F, colaterales del cordón lateral; G, colaterales largas ó reflejo-motrices; H, plexo nervioso del foco motor; *b*, una fibra terminal repartida en el foco comisural gris.

llamaremos á esta parte espesada del cordón *región triangular* ó *de las fibras gruesas*, porque, en efecto, contiene tubos sensitivos verticales de gran robustez. El resto del cordón hasta el ingreso de las radiculares, contiene fibras medianas y finas, y será llamado *porción lateral* ó *de las fibras medianas*. Esta región del cordón posterior es muy delgada y

extensa, y disminuye en caudal de conductores á medida que se desciende hacia el vértice medular mucho más aprisa que la región triangular, colocada por dentro. En el cono terminal falta por completo el ala interna ó prolongación fisural del cordón posterior ; en su lugar aparece una lámina vertical de substancia gris continuada con las astas dorsales (figura 2, *b*).

Colaterales de la región triangular.—Por punto general, esta porción del cordón posterior suministra las colaterales más robustas y largas, entre las cuales se distinguen : 1.° Colaterales reflejo-motrices, que nacen en la parte lateral de la mencionada región, marchan directamente hacia adelante costeando los límites externos de la lámina fisural de substancia gris, hácense algo externas al llegar á la frontera anterior del asta dorsal, é ingresan finalmente en la pléyade de células motrices, donde se terminan engendrando un plexo pericelular extendido á la totalidad de estos elementos; 2.°, colaterales para el foco intermediario, las cuales proceden de la misma región del cordón posterior, acompañan á las fibras reflejo-motrices, y acaban arborizándose en un foco alargado de células situado en la misma línea que el haz reflejo-motor, en el punto de unión de las dos astas anterior y posterior (fig. 2, *E*). Como ocurre en otras regiones de la médula, las citadas fibras sensitivo-motrices, que cruzan por el foco susodicho, pueden abandonarle algunas colaterales; 3.°, colaterales de la formación comisural posterior. Según se aprecia bien en la figura 2, los cortes transversales del cono terminal ofrecen una vasta región de substancia gris, de forma triangular limitada anteriormente por el epéndimo, lateralmente por los haces reflejo-motores y prolongada hacia atrás, mediante una lámina vertical media que alcanza hasta el cordón posterior. En esta región extensa se ramifican infinidad de colaterales finas ó de mediano calibre (y algunas gruesas también), brotadas en su mayor parte en el cordón posterior, de todo el intervalo que media entre los dos haces sensitivo-motores y aun del paraje mismo en que estos nacen. La mayor parte de tales colaterales, bajan en hacecillos irregulares por entre las células de la región fisural posterior, y engendran en ésta y en toda el área extensa de la comisura gris ó posterior un plexo pericelular tupidísimo, que por su gran desarrollo y extensión, cabe estimarse como uno de los rasgos culminantes de la estructura del cono terminal. Muchas de las ramificaciones de este plexo cruzan la línea media y se entrecruzan con las del otro lado, efectuándose esta disposición en toda la extensión de la región gris mencionada, es decir, desde el epéndimo hasta la región fisural del cordón posterior. Este plexo representa la *comisura sensitiva* de otras regiones de la médula.

Colaterales de la porción lateral del cordón posterior.—Son muy nu-

merosas, aunque no tanto como las de la región triangular, proceden de todos los planos de dicha porción, penetrando y ramificándose en distintas áreas de la substancia de Rolando. En general, nos ha parecido que semejantes colaterales proveían preferentemente de arborizaciones finales á los dos tercios internos de esta substancia, quedando en parte reservado el tercio externo para las ramitas del fascículo radicular transversal. Por lo demás, el plexo constituído en la substancia de Rolando y centro del asta posterior, es tan intrincado y tupido, que es imposible perseguir completamente la distribución de cualquiera de las colaterales que lo integran.

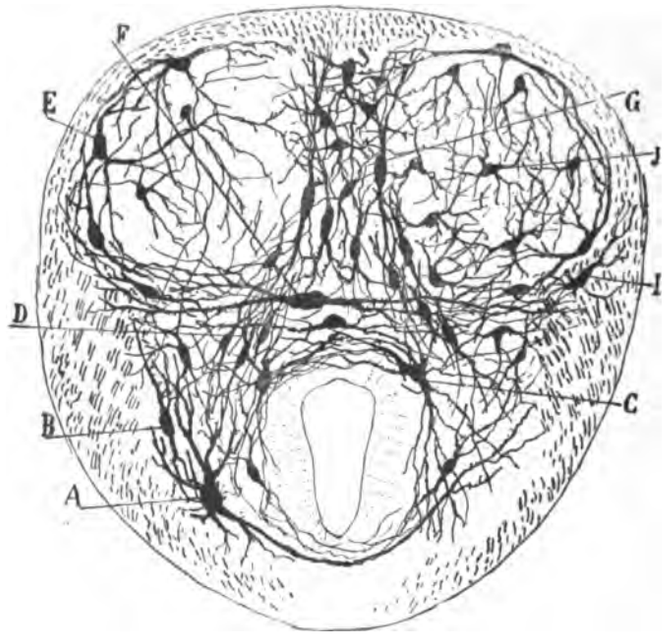


Fig. 3. — Células nerviosas del cono terminal de la médula del gato de pocos días. A, célula motriz; B, células funiculares; C, células comisurales gigantes; D, células del foco gris intermediario; E, células limitantes de la substancia de Rolando; F, célula fusiforme gigante del foco gris comisural; G, robustas células antero-posteriores del foco gris fisural; I, células del foco intersticial; J, corpúsculo de la substancia de Rolando.

Arborizaciones finales. — Como ya era de presumir, la región sacra del cordón posterior muestra gran número de fibras terminales, las cuales se presentan en todos sus planos, abundando más acaso en la porción externa ó adelgazada. Las terminales de esta región externa son de mediano espesor, penetran en la substancia de Rolando y se comportan enteramente lo mismo que las gruesas colaterales á esta substancia des-

tinadas. Pero las terminales de la porción interna ó triangular del referido cordón suelen ser robustísimas, á menudo, bifúrcanse ó ramifícanse ya cerca de su origen, y marchan en seguida hacia adelante, para arborizarse prolijamente, en parte, en la región gris fisural, en parte, en la substancia de Rolando contígua y centro del asta posterior.

Las citadas fibras terminales ¿representan ramas radiculares ascendentes ó descendentes? Creemos que la inmensa mayoría de las ofrecidas por los cortes transversales son descendentes, en primer término, porque en las secciones longitudinales del cordón posterior no hemos visto aproximarse á la substancia gris ninguna rama ascendente y sí descendente, y, en segundo lugar, porque las fibras gruesas de la porción interna del dicho cordón, entre las cuales hemos sorprendido muchas terminales, no provienen, quizá, de las radiculares sacras, sino de raíces posteriores situadas en regiones medulares más altas. En efecto, en los cortes longitudinales bien impregnados, las ramas ascendente y descendente de las radiculares sacras, nos ha parecido que no se extendían nunca á la región de las fibras gruesas del cordón posterior, tornándose longitudinales en la porción externa de éste.

En las regiones más bajas del cono terminal, las fibras de la región externa del cordón posterior desaparecen, y acaso cesan también las radiculares; pero persiste todavía el grupo de los robustos tubos de la región triangular.

En suma, el cordón posterior aloja verosímilmente en su porción externa las ramas ascendentes y descendentes de las radiculares sacras, salvo alguna fibra que puede también dirigirse hacia adelante; mientras que las fibras gruesas de la región triangular son probablemente ramas descendentes largas, emanadas de las radiculares de regiones más altas y destinadas á provocar reflejos inferiores de gran difusión.

Cordón antero-lateral. — De todas las regiones de que esta formación de substancia blanca consta, la que persiste más, alcanzando hasta el comienzo mismo del *filum terminale*, es el manojo del asta posterior (porción limitante del cordón lateral); lo que se comprende bien por ser asimismo la substancia gris de que emanan sus fibras (asta posterior y substancia de Rolando), la más tardía en desaparecer. En cambio, las diversas regiones del cordón anterior, se atrofian rápidamente, singularmente el ala interna de éste, que desaparece por completo en las porciones medias del cono terminal. Semejante desaparición, hállase también motivada por la progresiva disminución de las células comisurales, las cuales se alojan en un espacio sumamente angosto (fig. 3).

Las colaterales del cordón antero-lateral son numerosísimas, y proceden de todas las regiones del mismo. Son de notar particularmente dos

corrientes : una *postero-anterior* y otra *antero-posterior*, ambas destinadas de preferencia á la pléyade de las neuronas motrices. Las colaterales *antero-posteriores* brotan de la parte más interna del cordón anterior propiamente dicho; algunas nacen del curso transversal de los axones comisurales, ya antes, ya después de cruzar el rafe; todas ellas dirígense hacia atrás y afuera, y engendran una arborización extremadamente rica dispuesta en torno de las células motrices, pero también relacionada con las células cordonales y comisurales. Entre estas arborizaciones, destacan algunas algo más robustas, que corresponden á fibras terminales : éstas vienen de la parte interna del cordón anterior, y abarcan con sus ramitos casi toda el asta anterior.

Las *postero-anteriores* brotan principalmente del cordón del asta posterior ; algunas, quizá, emanan también de los restos de la vía piramidal : tales colaterales, que son robustas y que aparecen mezcladas con fibras terminales, dirígense hacia adelante y afuera y se diseminan por el foco motor, con cuyas células entran preferentemente en contacto. Esta disposición, que en el cono terminal es bien apreciable, gracias á la cortedad de los trayectos, prueba que las fibras cortas del cordón lateral, representan positivamente neuronas sensitivas de segundo orden, interpuestas, por consiguiente, entre las arborizaciones de las radiculares y las células motoras.

De la parte más posterior del cordón lateral, es decir, de la región situada por delante de las radiculares sensitivas, proceden también numerosas colaterales, las cuales, después de contornear el cabo externo de la substancia de Rolando, cruzan la base del asta posterior é ingresan en la substancia gris comisural, donde probablemente se entrecruzan con las del lado opuesto (fig. 2, *F*). Estas fibras corresponden evidentemente al fascículo medio de la comisura posterior de otras regiones de la médula. Entre ellas es posible se cuenten también ramas descendentes ó transversales de las radiculares sensitivas, pues en su origen, ambas especies de fibras llevan igual dirección y continúan juntas durante cierto trayecto...

Substancia gris.—La característica de la formación gris del cono terminal estriba en el enorme desarrollo de la substancia de Rolando, por comparación con el asta anterior, y aun con el centro y base del asta posterior, que se hallan como atrofiadas. Semejante predominio de la substancia gris posterior, que es preciso hacer extensiva también al foco comisural posterior, va acentuándose casi hasta el mismo vértice del cono terminal; pudiendo afirmarse que la substancia de Rolando es una de las formaciones más tenaces y duraderas de todo el eje espinal.

Otra de las formaciones que muestra en el cono terminal más desarrollo

proporcional, es la que yace en pleno haz del asta posterior, y que nosotros hemos llamado *foco gris intersticial* (fig. 3, *I*).

No pasaremos aquí revista á todos los focos de substancia gris, ni detallaremos la morfología de sus células, que poco más ó menos corresponde á lo ya conocido de otras regiones medulares. Haremos tan sólo algunas indicaciones sobre aquellas células que ofrezcan, ora por su forma, ora por su tamaño, algo digno de notarse.

En la substancia de Rolando las células son innumerables, pequeñas y de expansiones enredadísimas. El largo y complicado trayecto que recorren los axones, nos ha impedido cerciorarnos de su paradero ; algunos, sin embargo, han podido ser seguidos hasta cerca del manojo del asta posterior.

En torno de la substancia de Rolando, no faltan nunca robustos elementos limitantes (fig. 3, *E*), los cuales están particularmente concentrados hacia adelante, cerca del foco intersticial.

La *formación gris fisural* posterior, es riquísima en células, muchas de las cuales nos han parecido coincidir en propiedades con la substancia de Rolando (fig. 3, *G*). Entre los elementos que la pueblan, generalmente de escaso tamaño, destacan algunos de estatura gigante, por lo común dirigidos en sentido antero-posterior. En la fig. 3, *G*, reproducimos dos ó tres que se hallaban alojados cerca ó acaso en plenos haces sensitivo-motores y cuyas expansiones protoplásmicas se prolongaban por delante hasta cerca del foco gris intermediario. El axon, que procedía de una dendrita, iba hacia adelante, quizá al cordón lateral.

Las innumerables células del foco ó substancia gris comisural posterior, presentan un axon, también en la mayoría de los casos dirigido hacia afuera y adelante. En dos células fue seguido hasta el cordón lateral, región del haz del asta posterior.

En esta misma región, abundan las células gigantes de larguísimas expansiones protoplásmicas, muchas de las cuales cruzan el rafe y engendran la comisura posterior de dendritas. Entre estas células, las más gruesas, suelen ser las cercanas al epéndimo. En la fig. 3, *C*, reproducimos dos de estos elementos, cuyas dendritas abarcaban toda la substancia gris del asta anterior, foco intermediario, base y centro del asta posterior y hasta el foco gris intersticial. El axon se dirigía hacia adelante, pero no pudo ser seguido lo bastante ; quizá tenga su paradero en la comisura anterior.

No carece tampoco el cono terminal de *foco gris intermediario*, constituído de elementos de talla mediana, comprendidos en el espesor mismo del haz sensitivo-motor (fig. 3, *D*), en cuya dirección extiende sus principales dendritas, etc.

En el espesor del cordón anterior, y á veces muy cerca de la superficie, se observan ciertos axones de marcha circunferencial, que á menudo cruzan la comisura para continuarse con un tubo longitudinal del cordón anterior del otro lado. Estas fibras horizontales de la substancia blanca, son probablemente axones del foco intersticial, los cuales, por consecuencia de la posición excesivamente lateral de este núcleo, no pueden cruzar, sin largo rodeo, por la substancia gris del asta anterior.

Por último, el asta anterior, sumamente adelgazada y terminada en punta hacia adelante, contiene hacia afuera y tocando á la substancia blanca, los corpúsculos motores, y en el resto las células funiculares homolaterales y contralaterales. Tanto estas células como las motrices emiten dendritas para la comisura protoplásmica.

Los axones de las células comisurales, pueden ser fácilmente seguidos hasta el cordón anterior del otro lado, donde, por lo común, á bastante distancia de la línea media, se bifurcan ó engendran solamente una rama vertical ascendente. La región en que estas fibras se hacen longitudinales, no es el ala interna ó fisural del cordón anterior, puesto que ésta ha desaparecido en el cono terminal, sino un territorio más externo y no lejano de la región radicular de la substancia blanca. En su camino transversal, dichos axones suministran, bien antes, bien después de cruzar el rafe, dos, tres ó más colaterales dirigidas hacia atrás, y distribuídas en la substancia gris del asta anterior, en especial en los focos motores de ambos lados.

Filum terminale. — Cuando se examina un corte transversal de esta región medular, se advierte, según es bien sabido, que todos los elementos nerviosos han cedido su lugar á un epitelio de células alargadas, en un todo comparable al constitutivo del conducto medular, en las fases más tempranas de la evolución del eje espinal. El método de Golgi colorea á menudo dicho epitelio, observándose que sus células son alargadas y fusiformes, confinando, mediante el cabo interno, generalmente más grueso, en la cavidad medular, y constituyendo por el otro, terminado bajo la pía á favor de un engrosamiento cónico, una cutícula general y externa.

En algunos corpúsculos epiteliales se bifurca la rama externa ó periférica, engendrando dos conos periféricos terminales. En algunos animales (gato), entre las células epiteliales, se ven á veces algunos corpúsculos como estrellados llenos de gránulos de pigmento.

Cuando los cortes se practican en la zona de transición entre la punta del cono terminal y la región puramente epitelial del *filum terminale*, la capa epitelial, que circunda una cavidad ependimal lineal dirigida en sentido antero-posterior, aparece un tanto más espesa y exhibe algunas

fibras y corpúsculos nerviosos exclusivamente emplazados en la corteza de dicha formación epitélica. Las escasas fibras nerviosas parecen corresponder exclusivamente al cordón antero-lateral, y entre los pocos y diseminados elementos gangliónicos emplazados debajo de tales tubos nerviosos, hemos contado algunas neuronas comisurales anteriores y del cordón antero-lateral. Es de notar la orientación en gran parte vertical de estas neuronas, su figura en general en huso, y su pobreza en dendritas, muchas de las cuales marchan asimismo en sentido longitudinal. En esta región extrema de la médula, no hemos logrado hallar ni radiculares sensitivas, ni células motrices, y el axon de los referidos elementos funiculares y comisurales nos ha parecido que marchaba siempre en sentido ascendente. Las raras fibras de la substancia blanca suministran cortas y sobriamente ramificadas colaterales, y sus cabos inferiores parecen acabar como una colateral cualquiera, engendrando todas arborizaciones pobres en ramas y verticalmente orientadas.

CENTROS ÓPTICOS DE LAS AVES

POR

PEDRO RAMON CAJAL

Catedrático de Histología en la Universidad de Cádiz.

Los interesantes estudios de mi hermano, (1) sobre la estructura del lóbulo óptico de las aves, fundados en las revelaciones de los dos métodos de Golgi y Weigert, han arrojado una gran claridad sobre la fina anatomía y composición de estos centros en la serie animal. En efecto, los hechos descubiertos por el histólogo de Madrid, así como la doctrina fisiológica que de ella se desprende, tienen carácter de generalidad, pues se aplican, como nuestras investigaciones han puesto de manifiesto, tanto á las aves como á los reptiles, batracios y peces. En todos estos seres se descubren, *mutanda mutandis*, los mismos tipos celulares, el mismo número de estratos esenciales en el techo óptico, é igual manera de terminarse y relacionarse las fibras llegadas de la retina. Hasta á los mamíferos alcanza la citada generalización ; bien que en estos dominios nuestros esfuerzos por hallar en el tubérculo cuadrigémino anterior y cuerpo geniculado externo cuantas categorías celulares habitan en aves y reptiles, no han dado hasta ahora sino resultados incompletos.

Nuestra labor en esta provincia del sistema nervioso, es ya un tanto antigua. Inicióse en el año 1890, con ocasión de una Tesis doctoral, y, con algunos intervalos, ha sido motivo preferente de nuestras tareas en los últimos cinco años. El trabajo actual puede considerarse como ampliación y continuación de los anteriores.

A los incompletos datos aportados á la dilucidación de la estructura del lóbulo óptico, añadiremos los que posteriormente hemos venido publicando en diversas Monografías (2), y las valiosas adquisiciones reali-

(1) *Santiago Ramón Cajal* : Estructura del lóbulo óptico de las aves y origen de los nervios ópticos. *Revista trimestral de Histología*, 1888.

— Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. 1891. Extr. du *Jour. inter de l'Anat. et de la Physiol.* Tome VIII.

(2) *P. Ramón :* Investigaciones de histología comparada en los centros de la visión de diferentes vertebrados. Zaragoza, 1890.

— El encéfalo en los reptiles, 1891. Investigaciones micrográficas en el encéfalo de los batracios y reptiles, cuerpos geniculados y tubérculos cuadrigéminos de los mamíferos, 1894. El encéfalo del camaleón, *Revista trimestral de Histología*, números 1 y 2, 1897, etc.

zadas en estos últimos años por Van Gehuchten, Perlia, Held, Edinger, Wlassak y mi hermano, sin olvidar los más antiguos de Stieda, Bellonci, Fusari, Tartuferi, etc.

Daremos principio al estudio comparativo de los centros ópticos de los vertebrados inferiores por el de las aves, á fin de que esta descripción nos sirva de término de comparación para los demás vertebrados, no sólo porque en aquéllas fueron conocidas por primera vez los más interesantes datos de estructura, sino también porque, dada la facilidad de impregnación cromato-argéntica de sus células, perfecta diferenciación de las formas celulares y regularidad de disposición, facilítase considerablemente este estudio, sin cuyo conocimiento previo, resulta punto menos que indescifrable la constitución de estos centros en otros vertebrados.

I

Una circunstancia que influye, seguramente, en el distinto aspecto general de los lóbulos ópticos en los diversos vertebrados, imprimiendo cambios en la situación de sus células y alteraciones profundas en su morfología, es la variable situación de la substancia blanca central ó *capa cerebral* de Santiago Ramón.

En las aves, las fibras centrales yacen profundamente, aplicadas á la pared intra-ventricular, de modo que apenas si se disciernen vestigios de la substancia gris central, tan desenvuelta en los batracios, reptiles y peces. Puede decirse que está representada esta capa tan sólo por alguno que otro corpúsculo, situado casi en contacto con la capa epitelial. Casi todas las células del techo óptico moran entre las fibras centrales ó por fuera de ellas. Mas como no en todos los vertebrados ofrece la capa medular central idéntica situación, pues en los batracios es muy superficial y en los reptiles ocupa próximamente el tercio medio del lóbulo, como consecuencia de esto en estos vertebrados ocurren cambios morfológicos en algunas células, apartándose algo de la conformación propia de los corpúsculos similares en las aves, cambios qne consisten principalmente en la distinta distribución de algunas expansiones protoplasmáticas y diverso curso y forma del cilindro-eje.

Los elementos que más parecen afectarse, por esta causa, son los llamados en cayado. Cuando la substancia blanca reside muy por debajo del punto de emergencia de la expansión funcional, desciende entonces ésta bruscamente, doblándose hacia adentro, como sucede en las aves, reptiles y peces ; pero cuando el punto de emergencia del axon y la citada capa medular se encuentran en el mismo plano, como se observa en los batracios y tortugas, entonces no hay cayado y el axon marcha

con mayor ó menor horizontalidad á su destino, sin ese arqueamiento que se observa en los elementos análogos á aquellos vertebrados.

Algunos ejemplos más, en demostración de la ley de la adaptación morfológica de los elementos típicos á la disposición variable de las capas de este centro, tendremos ocasión de manifestar en el transcurso de este trabajo, los cuales nos demostrarán que, para conocer en toda su extensión la forma de un corpúsculo nervioso, debe aplicarse el criterio de la anatomía comparada. Sólo así advertiremos cuáles son los rasgos morfológicos persistentes y cuáles pueden reputarse como accidentales ó susceptibles de variantes evolutivas.

II

CUERPO GENICULADO TALÁMICO DE LAS AVES

Sabido es que el nervio óptico, en su tránsito por el cerebro medio, ofrece conexiones con varios ganglios, de los cuales recibe fibras que llevan una marcha centrípeta y á los que deja colaterales y arborizaciones terminales, que se conexionan con las células propias de estos centros. De estos corpúsculos receptores, surgen corrientes secundarias que se diseminan por variadas vías, marchando principalmente á la corteza cerebral y á la médula.

Los centros ópticos que ofrecen relación inmediata con el *tractus opticus*, son : el cuerpo *geniculado* ; el núcleo *pretectal*, el *superior de Bellonci* ; el *mesotectal*, el *ektomammilar* y el *techo óptico* ó porción superior del lóbulo. Además de estos centros de terminación directa de fibras retinianas ó colaterales derivadas de las mismas, existen otros como el *ganglio del istmo*, el *redondo del tálamo* y el *núcleo superior del tálamo*, donde probablemente penetran algunas colaterales y aun fibras ópticas, si bien respecto á esta conexión abrigamos todavía algunas dudas.

Cuerpo geniculado talámico.—El cuerpo geniculado thalamico (*corpus geniculatum laterale*) existente en todos los vertebrados, está representado por una masa de substancia gris, cubierta por el *tractus opticus*, y colocada en la parte lateral del entrecerebro. Estudiado en las aves este órgano por Stieda (1) y Schulgin (2), merced á los métodos antiguos, y por Bellonci (3), que usó el de Exner, no ha sido objeto, que nos-

(1) *Stieda* : Studien über des centrale Nervènsystem der Vögel und Saugetiere, 1868.

(2) *Schulgin :* Lobi optici der Vögel, 1883.

(3) *Bellonci* : Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei Vertebraten, 1888.

otros sepamos, de un análisis detallado hasta ahora, con el mencionado método de Golgi. En cuanto al cuerpo geniculado externo de los mamíferos, después de nuestro trabajo publicado en 1890 y en el cual reconocimos la terminación libre de las fibras ópticas, numerosos investigadores, entre los cuales podemos citar á Kölliker (1), mi hermano y otros se han ocupado del mismo asunto; pero en los vertebrados inferiores, no conocemos más que los hechos indicados en nuestros estudios en los batracios y reptiles.

Edinger, en varias publicaciones, y especialmente en su última obra de *Anatomía comparada de los centros nerviosos* hace un estudio muy conciso de este centro, tanto en las aves como en otros seres, admitiendo una porción fronto-ventral y otra dorsal y posterior en él. Esta última porción correspondería, según el sabio anatómico de Frankfort, al cuerpo geniculado interno de los mamíferos (2). Advierte además este sabio, que del cuerpo geniculado nace siempre un haz de fibras el *Stilus corp. geniculati*, el cual marcha hacia atrás, perdiéndose en el techo del cerebro medio, para conexionarse quizá con el *Nucleus pretectalis*. En esa misma obra indica Edinger que en las aves existen arborizaciones libres retinianas en los cuerpos geniculados, las que se aplican á los apéndices dendríticos de las células piramidales de estos centros. Del extremo profundo de estas células cree este autor que se origina un fascículo que debe pertenecer al sistema de las fibras ópticas centrales.

La figura 81 de la obra de Edinger muestra con gran claridad todos estos pormenores, así como la 83 y 84, que representan dibujos esquemáticos del encéfalo del palomo y contienen los principales núcleos del entrecerebro y diversos fascículos nerviosos que con ellos están en relación.

Por último, afirma este autor que en el interior del cuerpo geniculado de las aves termina el *tractus thalamo-bulbaris et spinalis*.

En lo que hace referencia al curso de las fibras ópticas en el cerebro medio, son numerosos los trabajos realizados en estos últimos años con el propósito de determinar los distintos fascículos que se originan en el kiasma y que llevan un curso central. Entre estos trabajos citaremos los clásicos de Bellonci, Perlia, Mayser, etc. Este último autor admite con Bellonci un fascículo óptico *fronto-dorsal* y otro *caudo-ventral*. Cada uno de éstos daría fibras al plano medio, resultando un fascículo *óptico interno* para cada uno de los anteriores, siendo, por lo tanto, cuatro las raíces del *tractus opticus*. Cuando se extirpa el ojo, estos cuatro fascículos degene-

(1) *A. Kölliker*: Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Sechste Ungearbeitete Auflage. Zweiter. Band, 1894.

(2) *L. Edinger*: Vorlesungen über der Bau der nervosen Centralorgane der Menschen und der Thiere, 1896.

ran según Mayser; el fronto-dorsal degenera hacia el núcleo de Perlia, situado cerca del núcleo del nervio *trochlearis;* el *ventral,* hacia el *núcleo óptico basal,* cuya conexión con las fibras ópticas fue ya conocida por Singer y Münzer.

Más adelante nos ocuparemos de la marcha de las fibras del *tractus opticus,* asunto no resuelto, á nuestro juicio, por completo, y para cuyo total esclarecimiento hacen falta más precisas investigaciones. Anticiparemos que, á nuestro modo de ver, pueden admitirse tres fascículos ó raíces ópticas : 1.ª, la *interna;* 2.ª, la *lateral;* 3.ª, la *basal,* debiendo advertir que estas tres raíces no están totalmente separadas unas de otras. Así, por ejemplo, la *interna,* que marcha por la parte interna de cada lóbulo, formando una eminencia antero-posterior en el plano medio, suministra fibras que penetran en el techo del lóbulo y se confunden con las más superiores del fascículo latero-dorsal, el más grueso de todos. En los reptiles, batracios y quelonios, se ven terminar la mayor parte de estas fibras internas en un ganglio redondo que se halla en la parte interna de los lóbulos ópticos. En las aves existe también este núcleo, al que hemos denominado *núcleo mesotectal.* No hemos podido comprobar la afirmación de Perlia, que supone que las fibras de esta raíz óptica terminan en el *ganglio del istmo.* La raíz *lateral* marcha hacia arriba y atrás, extendiéndose por todo el techo óptico. En su porción inferior y posterior se confunde con la comisura inferior, hasta el punto de ser dificilísimo el separar las fibras de uno y otro sistema, pareciendo continuarse también en ese punto con la capa medular central del techo óptico. Más adelante insistiremos sobre este particular. La raíz *basal* marcha hacia atrás, contorneando la parte superior y externa del *tuber cinereun,* dejando ramitas en el ganglio *ectomamilar* y quizá arborizaciones finales. Esta raíz, á nuestro juicio, no termina aquí en totalidad, pues la mayor parte de sus fibras marchan oblícuamente hacia arriba y atrás, penetrando en el ganglio del *istmo.* Semejante relación, fácil de demostrar en los reptiles y batracios, es algo más difícil en las aves.

La fig. 1, ofrece un corte frontal del cerebro medio, mostrando la porción anterior del cuerpo geniculado de un gorrión. Como demostró Edinger, el cuerpo geniculado comprende dos regiones, una anterior y otra posterior. La anterior forma una eminencia hemisférica en la región inferior y lateral del cerebro medio, y la posterior no tan manifiesta ni saliente, ocupa una situación más superior.

La región anterior avanza bastante en el entre-cerebro, formando un ganglio redondeado y situado bastante profundamente en la substancia propia de esta región y colocado por debajo y afuera del ganglio habenular. A nuestro juicio, este ganglio óptico anterior corresponde al

pulvinar de los mamíferos. El método de Golgi demuestra en el cuerpo geniculado de las aves tres tipos distintos de células y numerosas fibras, de paso unas, y arborizadas otras, en su región plexiforme central.

Primer tipo: Células piramidales de cilindro-eje central. — Ofrecen estas células una forma piramidal más ó menos regular, y en general están colocadas en sentido perpendicular al *tractus opticus* (1). Están pro-

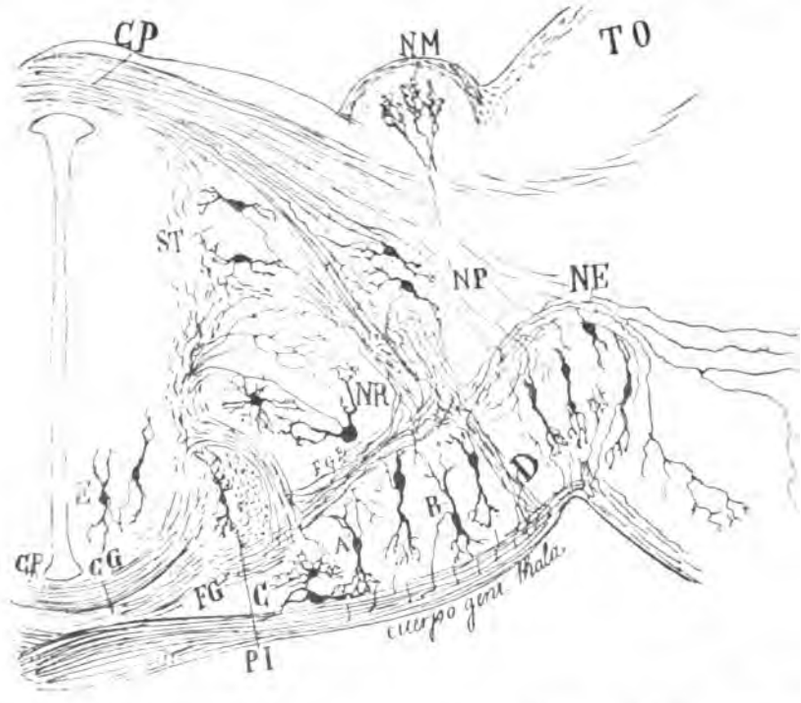


Fig. 1. — (Cerebro medio de un gorrión); CP, comisura post-óptica; CG, comisura de Gudden; FG, fascículo geniculado-tectal; NM, núcleo mesotectal. NE, núcleo externo; NR, núcleo redondo del tálamo; NP, núcleo pretectal —A, célula piramidal del cuerpo geniculado, primer tipo; B, segundo tipo de célula nerviosa; C, tercer tipo de célula nerviosa; FGL, fascículo geniculado lobular; E, células del tuber cinereum con el cilinder antero-posterior; PI, porción inferior del pedúnculo cerebral; CP, comisura posterior.

vistas de un tallo ó dos, periféricos, ricamente ramificados en la parte superficial de este ganglio, y una ó varias ramas basilares distribuídas por entre las fibras profundas. Tanto unas como otras, pero especialmente las periféricas, están en contacto con las arborizaciones retinianas. El cilindro-eje brota, ya del cuerpo, ya de alguna expansión celular, é ingresa

(1) *Bellonci*: Ueber die centrale Endigung des Nervus opticus bei Vertebraten, 1888.

en la corriente fibrilar profunda. ¿Cuál es el paradero definitivo de esta expansión funcional? Difícil es el precisarlo, pues cambia de plano constantemente y jamás hemos podido perseguirla en una gran extensión. La dirección de estos cilindros no es siempre la misma al parecer, pues una vez en la región profunda del cuerpo geniculado, se les ve marchar lo más á menudo hacia abajo, como en busca de la porción inferior del *pedúnculo cerebral* (*radatio strio-thalamica* de Edinger), pero otras veces se dirigen hacia arriba y adentro, uniéndose á las fibras que afluyen á la porción superior del pedúnculo ó á las que llevan la direción de la *comisura posterior*. Resta decir que estos cilindro-ejes dan colaterales de conexión al interior del cuerpo *geniculado talámico* (fig. 1, *A*).

Segundo tipo: *Células de cilindro-eje periférico.* — Nos han parecido ser estos corpúsculos muy escasos. Ofrecen una actitud, en general, más irregular que los anteriores y habitan regiones más superficiales. Su cilindro-eje es delgado, lleva un curso periférico, é ingresa en el *tractus opticus*, yendo probablemente á la retina. Este corpúsculo lo hemos encontrado también en los reptiles, y es de presumir que se halle también en los mamíferos (fig. 1, *B*).

Tercer tipo: *Células estrelladas.* — Fueron ya descritas por nosotros en el espesor del cuerpo geniculado del *camaleón*. Ofrecen un tamaño pequeño, y están situadas, ya en el interior del plexo de este órgano, ya en las proximidades del *tractus opticus*. Caracterízanse por ofrecer numerosas ramas tortuosas y un axon de curso irregular, que, á nuestro parecer, se agota en numerosos ramitos en el interior de este centro. Aun cuando no hemos logrado percibir con toda claridad la terminación libre del axon de estas células, su aspecto y la imposibilidad de verle continuarse con las fibras del nervio óptico ni con las profundas ó con la vía óptica central, nos inducen á conceptuarlas como pertenecientes al tipo sensitivo de Golgi (fig. 1, *C*).

También se ven corpúsculos de expansión funcional periférica, situados en el mismo límite interno de la capa fibrilar óptica cortical, y, lo que es más raro todavía, entre las mismas fibras del *tractus*.

Fibras ópticas del cuerpo geniculado. — Estas forman dos corrientes: una cortical, y otra interna ó sumergida en la parte profunda del cuerpo geniculado, y formando parte de las fibras centrales de este órgano. Estas últimas fibras constituyen parte de la raíz media del nervio óptico, y terminan arborizándose, en su mayor número, en el ganglio medio ó mesotectal (fig. 1, *NM*).

Las *fibras superficiales* del *tractus opticus* forman una espesa cubierta al cuerpo geniculado, algunas de las cuales, como ya demostramos nosotros en otros vertebrados, se ven terminar en arborizaciones libres,

conoideas é irregulares, de ramitos retorcidos, que se aplican á los apéndices protoplásmicos de los corpúsculos propios de este órgano (fig. 2, *A*). No todas las arborizaciones ópticas corresponden á fibras terminales; una gran mayoría de éstas precisamente, son simples colaterales desprendidas de las fibras de paso al techo óptico.

Las *fibras ópticas profundas* forman una corriente desprendida del *tractus opticus* por abajo, las cuales caminan por el interior del ganglio geniculado, confundidas con las fibras del *fascículo geniculado tectal*, del cual nos ocuparemos más adelante. Estas fibras nos han parecido escasas en las aves, dan algunas colaterales al ganglio geniculado y pocas arborizaciones finales, y forman parte de la raíz media del *nervio óptico*.

Vía óptica central ó fascículo geniculado-lobular. — Así denominamos á un haz de fibras, que recorre, en sentido paralelo al *tractus opticus*, la región profunda del cuerpo geniculado, y cuyas fibras marchan confundidas con las ópticas internas ya descritas (figs. 1 y 2, *FGL*). Este fascículo se hace antero-posterior en la región inferior del tálamo, confundiéndose con las fibras pedunculares (porción inferior de la *radiatio-strio-thalamica* de Edinger), cuyo curso frontal sigue, y por arriba contornea la parte profunda del núcleo externo del lóbulo óptico, para esparcirse finalmente por encima de la capa medular profunda de este órgano (figs. 1 y 2). Este hacecillo se entremezcla con otros dos en el interior del cuerpo geniculado, los cuales llevan una dirección perpendicular con relación á éste. Por la situación distinta de estos fascículos, les daremos el nombre de geniculado superior al uno, é inferior al otro (figura 2, *FI* y *FS*). Estos hacecillos nacen en el plexo central de este órgano y caminan hacia adentro, afluyendo á las regiones superiores é inferiores de la *radiatio-strio-thalamica*, formando parte probablemente de la vía óptica central.

He aquí las distintas clases de fibras que forman parte del fascículo *geniculado-tectal*.

1.ª *Fibras centrípetas de curso central.* — Originadas en las células piramidales del cuerpo geniculado, penetran en la porción inferior del pedúnculo cerebral. Estas fibras van al cerebro. En ocasiones, nos ha parecido ver que el cilindro-eje de algunas células piramidales se dividía en *T*, dando una rama inferior para el pedúnculo; y otra superior que marcha hacia el lóbulo, formando parte ambas del fascículo que estudiamos.

2.ª *Fibras ascendentes que marchan hacia el lóbulo.*—Como concluímos de indicar, estas fibras parecen estar formadas por la rama superior de la división en *T* del axon de algunas pirámides. Varios son los derroteros que llevan estas fibras en su curso hacia arriba; unas ingresan

en el fascículo geniculado superior, para formar parte de la vía óptica central, mientras otras penetran en el techo óptico. Algunas de éstas se arborizan en los plexos del techo, como hemos visto varias veces. Otras, en fin (figs. 1 y 2), parecen penetrar en la *comisura posterior*.

3.ª *Fibras nacidas en el techo óptico.* — No nos ha sido posible determinar qué células son las que engendran estas fibras descendentes del *fascículo geniculado-tectal*; pero probablemente deben proceder de los corpúsculos de la capa octava ó más arriba todavía, pues los cilindro-ejes

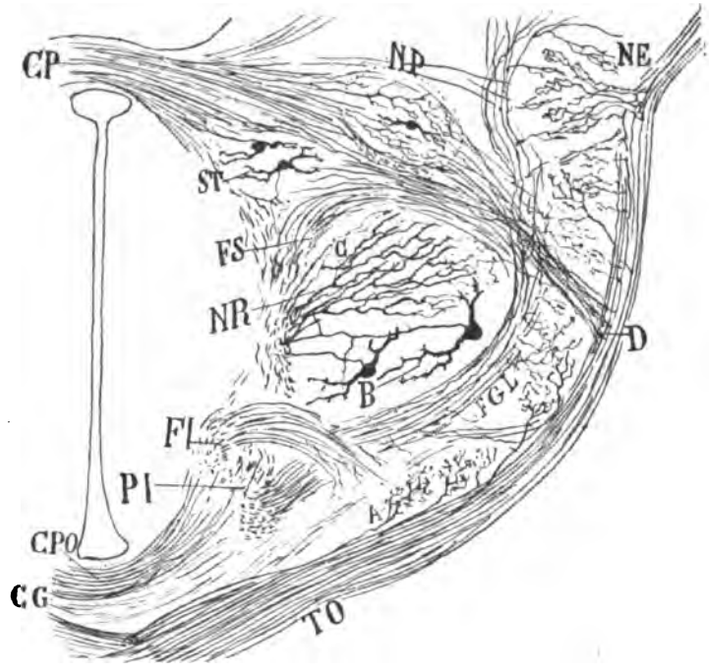


Fig. 2. — CP, comisura posterior; NP, núcleo pretectal; NE, núcleo externo; ST, núcleo superior del tálamo; FS, fascículo geniculado superior; NR, núcleo redondo; FI, fascículo geniculado-inferior; CPO, comisura post-óptica; CO, comisura de Gudden; FCL, fascículo geniculado-lobular; A, arborizaciones ópticas; D, colaterales ópticas que van al núcleo pretectal; B, células del núcleo redondo; C, arborizaciones libres de las fibras pedunculares.

que la originan pueden perseguirse hasta esa región ó algo más arriba. Opinamos también que un buen número de estas fibras, podrán ser las ramas más externas de las divisiones en *T*, de multitud de cilindro-ejes del lóbulo de curso central.

Todas las fibras que forman el fascículo geniculado-tectal, dan colaterales al interior del plexo del cuerpo geniculado y al *núcleo externo del techo*; en este punto hemos visto á veces la terminación total de algunas

de estas fibras, especialmente de las ascendentes de este fascículo, mediante arborizaciones cónicas, distribuídas en sentido contrario á las que descienden del *tractus opticus* que cubre por fuera este núcleo. Como el fascículo que describimos contiene entremezcladas á sus fibras propias, fibras ópticas, ignoramos si las fibras arborizadas en el núcleo *externo del techo* y que penetran profundamente en él, son ó no retinianas (figuras 1 y 2, *NE*).

Además de este *fascículo*, hemos reconocido en el cuerpo geniculado otros dos, los cuales están separados por el *núcleo redondo del tálamo* (fig. 1 y 2, *FL* y *FS*), y á los que, por su situación, llamaremos geniculados superior é inferior. Arrancan estos, mediante fibras irradiadas, de los plexos superior é inferior del cuerpo geniculado, y se condensan muy pronto en forma de dos haces curvos, los que describen un arco abierto abajo. El *inferior* termina en la porción inferior del pedúnculo cerebral, uniéndose al extremo inferior del hacecillo *geniculado tectal* ya descrito; por lo cual lo consideraremos como parte integrante de la vía óptica central. El *superior* incúrvase hacia adentro también, adaptándose al contorno superior del *núcleo redondo del tálamo*, y marcha hacia la parte superior del pedúnculo cerebral, con el cual se continúa. Este hacecillo ofrece relaciones también con el *núcleo pretectal*, que luego estudiaremos, y con la *comisura posterior*. En realidad, el fascículo superior del cuerpo geniculado puede considerarse, en parte, como prolongación interna de la porción superior del *geniculado-lobular*, pues puede decirse que éste, al llegar á la parte profunda del núcleo externo del lóbulo, se bifurca en un haz externo y superior que penetra en el techo óptico, y que ya conocemos, y en otro interno que ofrece conexiones diversas. La mayor parte de las fibras de este hacecillo superior se refleja hacia adelante buscando las fibras pedunculares superiores, con las cuales se confunde, para formar parte de la vía óptica central; pero otras atraviesan el núcleo *pretectal* y llevando una marcha hacia arriba y adentro, ingresan en la *comisura posterior*.

No sólo en las aves, sino también en los batracios y reptiles, hemos visto afluir fibras nerviosas á la comisura posterior, nacidas en los ganglios geniculados.

Estas observaciones nos inducen á sospechar que parte de las fibras proyectadas por la comisura posterior hacia los núcleos motores del ojo, (por las fibras descendentes aferentes al fascículo longitudinal) pueden tener su origen en los ganglios geniculados. Cuando estudiemos la comisura posterior más adelante, veremos la procedencia de todas sus fibras. Por ahora dejemos consignado, que las acciones reflejas establecidas entre la retina y los núcleos motores del ojo, no se propagan tan sólo por las

fibras nacidas en el techo óptico y continuadas con el haz longitudinal (fibras en *T* y fibras caudales de la comisura), sino también mediante las fibras venidas de los ganglios geniculados, y en general, de todos los centros ópticos ó puntos de terminación de fibras retinianas.

Todas las fibras de los fascículos geniculados superior é inferior ¿se originan en los elementos propios del cuerpo geniculado? A nuestro modo de ver, estos fascículos contienen fibras que se originan en los corpúsculos propios de estos centros, y fibras que terminan en ellos mediante arborizaciones libres.

Más de una vez hemos visto cilindros-ejes de las células piramidales de estos órganos llevar una marcha ascendente y perderse entre las fibras propias de estos fascículos, como si realmente penetrasen en ellos. Otras veces hemos visto ingresar una larga colateral, ó mejor dicho, una rama resultado de la división en dos de algunas fibras del fascículo geniculado-lobular, cuya rama, asociándose á las fibras propias de los hacecillos geniculados superior é inferior, forma parte de la vía óptica central, mientras que la otra penetraba en el lóbulo óptico, siguiendo el derrotero de las otras fibras ascendentes.

Las fibras arborizadas en los plexos geniculados, son más fáciles de percibir que las anteriores, penetran perpendicularmente en ellas y se extinguen en multitud de ramitas, en la parte más central de estos plexos, mezclándose á las colaterales dimanadas de las fibras profundas del ganglio geniculado, que constituyen el fascículo *geniculado-tectal.*

¿De dónde proceden estas fibras que transportan á los centros ópticos la corriente nerviosa nacida en regiones distantes? Desde luego que cabe suponer que algunas deben venir del cerebro, puesto que se las ve emerger de la parte superior del pedúnculo cerebral. Por lo demás, volveremos á encontrar fibras análogas también en el lóbulo óptico, constituyendo una vía inversa á la corriente sensorial centrípeta, necesaria quizá para la perfecta armonía entre el aparato central receptor y el periférico ó transmisor.

Corpus ectomammillare.—Por detrás del *tuber-cinereum* y en la región postero-lateral de aquella masa nerviosa que los anatómicos han asimilado á los tubérculos mamilares de los mamíferos (*corpora mammillaria*), destaca una formación gris, en cuyo interior penetran fibras de la raíz basal del nervio óptico. Este ganglio fue llamado por Edinger ganglio *ectomammillare.* Nosotros lo hemos estudiado en las aves, reptiles y batracios, y hemos comprobado algunos de los hechos descubiertos por Edinger, Perlia, etc.

Edinger, en la notable obra ya citada, dice que este ganglio contiene numerosas células, y que de cada lado de él nace un grueso haz nervioso

que, cruzando el plano medio del *hipothalamus*, por detrás del quiasma, se continúa con el del otro lado. Este haz nervioso confúndese con la raíz basal del nervio óptico, hasta el punto de ser dificilísima la distinción de ambos. También indica el anatómico de Frankfurt que de estos ganglios marchan fibras hacia el *nucleus praetectalis*.

El núcleo *ectomammillare* corresponde al núcleo basal óptico, dado á conocer por Singer y Münzer en las aves, y estudiado posteriormente por Mayser (1), cuyo núcleo quizá sea homólogo del ganglio óptico basal de los mamíferos.

Nosotros hemos estudiado este ganglio también en las aves, pero nuestras observaciones no son muy numerosas en estos vertebrados para que podamos dar de esta región una descripción detallada. En los reptiles y batracios nuestras investigaciones nos han mostrado en dicho centro, células con un cuerpo más ó menos redondeado y largas expansiones gruesas y ramificadas en su interior. En cuanto al cilindro-eje, le hemos seguido siempre en un corto trayecto y hacia las fibras que marchan hacia la parte alta del cuerpo geniculado, pero ignoramos cuál sea su paradero definitivo. Las pocas veces que hemos visto con alguna claridad la expansión funcional de estos corpúsculos, hemos comprobado la relación indicada y jamás hemos podido observar la continuación de estos cilindros-ejes con las fibras ópticas.

Raiz basal (fig. 3, *RB*).—En su marcha hacia atrás se adapta este haz á la parte externa y superior del ganglio *ectomamilar*, proyectando en su interior multitud de ramitos colaterales. En los reptiles, donde hemos estudiado en mejores condiciones que en las aves este ganglio, no hemos visto con claridad jamás la terminación total de estas fibras entre las células ganglionares, por cuya circunstancia pensamos que sólo dan colaterales arborizadas y distribuídas en su interior. ¿A dónde va á parar la raíz basal del nervio óptico? Aun cuando nuestras investigaciones no nos han conducido á conclusiones terminantes, opinamos que estas fibras, después de atravesar el citado ganglio, marchan hacia atrás y arriba, penetrando en el ganglio del istmo donde terminan confundidas con las fibras de la comisura de Gudden. Aunque es difícil la separación de estas fibras ópticas de las comisurales citadas, y sobre todo del fascículo lobular que penetra también en el ganglio del istmo y proyecta en su interior multitud de ramas arborizadas, en ocasiones hemos podido ver la terminación en las arborizaciones libres de las fibras ópticas entre los corpúsculos del ganglio del istmo. En cuanto al método de las degeneraciones, por el cual los autores citados pudieron comprobar la terminación de las

(1) *Mayser*: Uber den Nervus opticus der Taube, 1894.

fibras ópticas locales en el ganglio *ectomamilar*, no nos ha conducido á resultados decisivos por haberlo puesto en práctica pocas veces.

Como Edinger ha demostrado, del ganglio *ectomamilar* emergen varios fascículos.

Nosotros hemos reconocido los siguientes:

1.° *Fascículo comisural.* — Estudiado por este autor, confúndese de tal modo con las fibras ópticas basales, que es imposible su distinción; así lo manifiesta también este autor. Crúzanse por detrás del quiasma estas fibras y forman parte probablemente de la comisura ansulata, junta-

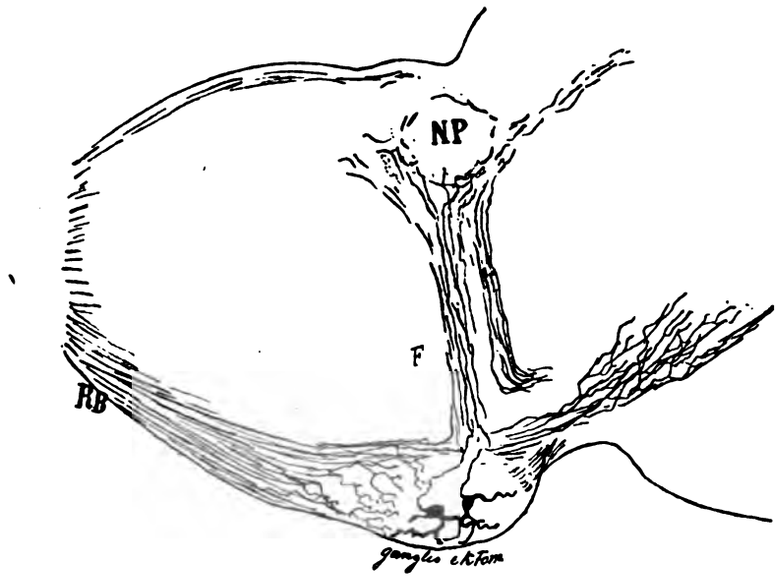


Fig. 3.—Corte lateral y sagital del cerebro medio de un reptil.—RB, raíz basal óptica; A, célula del ganglio ectomamilar; F, fibras que van hacia el núcleo pretectal.

mente con las fibras más anteriores del *fascículo longitudinal posterior* que también se cruzan detrás de las fibras ópticas.

2.° *Fascículo tectal.* — Le constituyen gran número de fibras que emergen de la parte superior de este ganglio, irradiándose en la región superior del cuerpo geniculado, entre las fibras propias del núcleo *pretectalis*, donde se pierden. No sólo en el interior de este núcleo, sino también en un foco de células apretadas que se encuentran por delante del mencionado núcleo, ingresan las fibras del *fascículo tectal.* El método de Golgi nos ha mostrado que algunas de las células propias del ganglio ectomamilar mandan sus expansiones nerviosas hacia este hacecillo, lle-

vando una marcha ascendente. En las aves y reptiles, no hemos podido precisar bien su terminación, pero en los batracios hemos observado que estas fibras terminan, en parte al menos, arborizándose en el interior del *núcleo anterior* del tálamo y regiones más posteriores del cuerpo geniculado talámico. Este punto, sin embargo, exige más precisas investigaciones.

3.° *Fasciculo bulbar.*—Que nosotros sepamos no ha sido descrito por nadie. Trátase de un fascículo bastante grueso, nacido de la parte postero-lateral de este ganglio, de curso oblícuo hacia adentro, atrás y arriba, y el cual sigue una marcha caudal. Al llegar á la región basal del cerebro posterior, piérdense sus fibras entre las del fascículo *longitudinal posterior.*

A nuestro juicio, las fibras del *fascículo bulbar*, penetran en gran parte en el fascículo *longitudinal posterior* y llevan un curso caudal. Esta conexión la encontramos lógica y necesaria, puesto que siendo un centro óptico el *ganglio ectomamilar* y punto de aplicación de colaterales retinianas, el movimiento nervioso suscitado en los corpúsculos propios de esta parte, debe, por vía refleja excitar la actividad de los núcleos motores oculares, del mismo modo que se admite respecto á las fibras que bajan del techo óptico para el fascículo longitudinal posterior.

NUCLEUS PRE-TECTALIS (*fig.* 1, *NP*).

Trátase de un ganglio de forma ovoidea, formado de células y fibras nerviosas, situado en la parte superior del cuerpo geniculado y por delante del techo óptico. Bellonci, especialmente, hizo de estos ganglios una buena descripción, valiéndose del método de Exner. Otros anatómicos, entre los cuales citaremos á Edinger, se han ocupado de este órgano nervioso, que, al parecer, no ofrece representación (á lo menos conocida) en los mamíferos. Nosotros también hemos dado una descripción en los reptiles y los batracios en nuestras anteriores publicaciones.

Células nerviosas de este núcleo. — En las aves, presentan una forma estrellada con un cuerpo más ó menos redondeado y ramas delgadas muy espinosas, divididas en el interior del ganglio. Su cilindro-eje, lleva una marcha sumamente irregular y probablemente variable. En ocasiones, nos ha parecido que penetraba en las fibras transversales, que, saliendo de la parte interna del ganglio, se lanzan hacia la comisura posterior; mientras que otras se las ve penetrar en un fascículo vertical que llega á la región basal del cerebro medio, haciéndose allí posterior, cuyo fascículo penetra en la médula (fascículo descendente del núcleo pretectal). Por consiguiente, los corpúsculos propios de este ganglio, son de dos es-

pecies : 1.ª, células de cilindro-eje comisural; 2.ª células de cilindro-eje descendente. Esto no quiere decir que no puedan encontrarse otros elementos, pero nuestras investigaciones no nos han demostrado otros.

Fibras arborizadas en el interior del ganglio pretectal. — Entre las células descritas, encuéntranse multitud de arborizaciones fibrilares que forman un plexo finísimo alrededor de las mismas. Estas arborizaciones libres son la terminación de dos clases distintas de fibras, venidas de territorios diversos. Algunas abordan el ganglio por su extremo interno y se continúan con las fibras de la comisura posterior (fig. 1 y 2). Estas fibras comisurales, divididas en ramitas finísimas entre los corpúsculos propios y las cuales vienen del lado opuesto, pueden muy bien tener su origen en el ganglio homólogo. Creemos muy lógico pensar que entre estos ganglios hay fibras de conexión que, en su tránsito por el plano medio, se asocian á las fibras comisurales.

Además, en el plexo central de este *núcleo* se distribuyen colaterales nacidas del *tractus opticus* y también de las fibras ópticas intra-talámicas. En las aves, dada la situación profunda de este centro, es difícil ver en toda su extensión el origen y la penetración de las colaterales ópticas con sus arborizaciones terminales, pero en los reptiles (camaleón, especialmente) hemos observado bastantes veces esta conexión, consignada ya por nosotros en anteriores publicaciones (fig. 1, *D* y 2, *D*).

Debemos advertir que aunque no hemos podido apreciar otros orígenes de fibras arborizadas en el interior del ganglio que estamos estudiando, creemos muy verosímil que (en los batracios nos ha parecido observarlo con claridad) las fibras ascendentes nacidas de las células del ganglio *ectomamilar*, y que forman el que en páginas anteriores hemos llamado *fascículo tectal*, se terminan, en parte al menos, arborizándose también en su interior. Este asunto requiere nuevas investigaciones.

El ganglio *pretectal* ofrece, como se ve, conexiones con otros territorios nerviosos mediante la emergencia de distintos fascículos. Estos son los siguientes : 1.°, *fascículo descendente ó medular;* 2.°, *fascículo geniculado;* 3.°, *fascículo comisural;* 4.°, *radiación ectomamilar.*

1.° *Radiación medular.* — De la parte inferior de este ganglio descienden fibras meduladas, las cuales al llegar á las inmediaciones del surco que separa el cuerpo mamilar de la protuberancia, algo por delante del acodamiento caudal de las fibras descendentes de la comisura posterior, se doblan hacia atrás penetrando en el bulbo. Estas fibras siguen caminos desconocidos por la substancia blanca medular, de un modo semejante á las fibras *tecto-espinales y bulbares* descritas por Edinger, que nacen de la substancia blanca profunda del lóbulo óptico y partes próximas, y marchan también á la médula.

2.° *Radiación al cuerpo geniculado talámico.*—En realidad, estas fibras que penetran en el interior del ganglio *pretectal*, forman parte del fascículo *geniculado tectal*, puesto que se observa que este hacecillo, al llegar frente del ganglio, se divide en una corriente interna que marcha hacia él y otra externa y ascendente para el techo óptico.

¿Cuál es el origen de estas fibras? Difícil es averiguarlo de un modo preciso para todas ellas; esta indagación es tanto más ardua, cuanto que con tales fibras van confundidas las fibras ópticas arborizadas en el ganglio y continuadas con el *tractus opticus*, y también las colaterales de conexión nacidas de estas fibras.

Algunas de estas fibras atraviesan el ganglio desde el extremo externo al interno, sin agotarse en su interior y arribando al fin á la comisura posterior. Esta conexión la hemos indicado ya en páginas anteriores, al describir el fascículo geniculado lobular.

3.° *Radiación comisural.* — Son tan íntimas las conexiones existentes entre este centro y la comisura posterior, que puede decirse que en casi toda su extensión encuéntrase alojado en la parte lateral de este sistema de fibras, pareciendo una verdadera dependencia del mismo.

En todos los vertebrados, pero especialmente en las aves y reptiles, vénse salir fibras del núcleo *pretectal* é ingresar en la comisura, pasando al otro lado. Algunas de estas fibras nacen en los corpúsculos propios de este órgano; otras, por el contrario, se arborizan en su interior y proceden del lado opuesto.

4.° *Radiación para el ganglio ectomamilar.* — Está situada en un plano más anterior y más superficial que la llamada radiación medular. Añadiremos á lo expuesto anteriormente, que las fibras de aquella radiacion parecen terminar, no sólo en el interior del ganglio *pretectal*, sino también en un acúmulo de células apretadas, adaptado íntimamente á éste y separado tan sólo por algunas fibras nerviosas.

Ganglio superior del tálamo. — Por dentro y algo por debajo del núcleo pretectal y por encima del núcleo *redondo del tálamo*, obsérvase en cortes frontales del cerebro medio, este ganglio nervioso, que es de forma prolongada. Contiene *células nerviosas* y *fibras arborizadas* en su interior (figs. 1, *ST*, y 2, *ST*).

Células nerviosas.—Son de forma estrellada y están provistas de una expansión funcional que penetra en las fibras pedunculares superiores, que rodean especialmente hacia adentro este ganglio.

Fibras arborizadas.— Del extremo externo de este ganglio surge un hacecillo nervioso que se dirige hacia el *cuerpo geniculado*, y el cual se continúa con el *fascículo geniculado talámico*, del mismo modo que hemos visto ocurría con el pretectal, al cual se le asemeja mucho. Estas

fibras, de origen externo, se arborizan en parte en el interior de esta masa gris. ¿Provienen algunas de estas fibras arborizadas del *tractus opticus* ó de las fibras ópticas intratalámicas, de igual modo que ocurre en el ganglio *pretectal?* Lo ignoramos, por más que nos inclinamos á admitir que también este centro puede recibir tubos ópticos juntamente con las fibras procedentes del cuerpo geniculado, dificilísimas de separar de las ópticas profundas.

Además de estas fibras derivadas del fascículo *geniculado lobular* (ó á lo menos confundidas con ellas), rodean al *ganglio superior del tálamo* fibras venidas de la comisura posterior que probablemente penetran en su interior. Además, por su parte interna é inferior penetran gruesas fibras mielinadas que forman parte de la *radatio strio thalamica de Edinger*. A estas fibras van á parar los cilindro-ejes, nacidos en las células propias de este ganglio ó á lo menos las que nosotros hemos podido percibir.

Núcleo externo del lóbulo óptico.—Conocido ya por Bellonci, fue descrito por nosotros en los batracios y reptiles. En las aves fue estudiado por mi hermano con el nombre de *ganglio del techo óptico*, y nos dió de él una descripción bastante completa basada en las enseñanzas del método de Golgi (figs. 1, *NE*, y 2).

Trátase de una masa nerviosa redondeada, en su mayor parte, plexiforme, con células prolongadas más abundantes en su región profunda que en su parte externa, y colocada en la parte anterior del techo óptico. Por fuera le cubre el *tractus opticus* al continuarse con la capa superficial del techo, y por dentro se separa de las regiones más profundas el fascículo *geniculado-lobular* en su ingreso en este órgano. Entre estas fibras encuéntranse, como ya observó mi hermano, multitud de células multipolares.

Este ganglio contiene numerosas fibras nerviosas y células (figuras 1 y 2, *NE*).

Células nerviosas.—Hé aquí la descripción de mi hermano, comprobada y ampliada por nosotros en algunos hechos: «Las células, las más inferiores, poseen una arborización protoplasmática ascendente y un cilindro-eje descendente que se pierde en las regiones limítrofes. Las células medias é inferiores se impregnan difícilmente. Alguna vez nos ha parecido observar en ellas un cilindro-eje ascendente con ramificaciones, pero nosotros ignoramos los detalles de su curso y su terminación.

»Lo más notable en esta masa ganglionar es el gran número de fibras ópticas que se arborizan libremente en su interior. Las arborizaciones son anchas, varicosas y dejan huecos para las células nerviosas. En fin, ellas se comportan de la misma manera que las ramificaciones ópticas en

las primeras capas del techo óptico, salvo que ofrecen una longitud considerable».

Nuestras pesquisas nos han conducido á resultados semejantes á los expuestos por mi hermano. Hemos reconocido dos clases de células: *células de cilindro-eje periférico* y *células de cilindro-eje central.* Las primeras ofrecen un cuerpo fusiforme con una expansión periférica arborizada en el interior del plexo central de este ganglio y una ó más profundas ramificadas entre las fibras centrales. El cilindro-eje emerge del tallo periférico y se continúa con una fibra retiniana. Las segundas están situadas en sitios algo más profundos y ofrecen una morfología semejante á la anterior especie. Su expansión funcional nace del cuerpo y se pierde entre las fibras subyacentes, siguiendo el mismo derrotero. Alguna vez hemos visto dividirse este cilindro-eje en una rama superior que se interna en el techo óptico, cuyo paradero no hemos podido precisar, y otra descendente, que desciende al cuerpo geniculado. De esta última hemos visto surgir colaterales abundantes, algunas de las cuales marchaban hacia el ganglio *pretectal.* Opinamos que la rama ascendente tendrá por objeto conexionar estos elementos con el techo óptico, y que la descendente marchará al cerebro formando parte de la vía óptica central.

Fibras arborizadas en el interior del ganglio externo del techo. — Mi hermano demostró que en su interior se distribuyen arborizaciones nerviosas retinianas. Nosotros hemos comprobado este hecho, pero al contrario de este autor, que supone que son terminaciones totales de fibras ópticas, hemos podido comprobar que se trata de grandes colaterales bajadas de las fibras retinianas que pasan sobre este centro. Estas colaterales se resuelven en arborizaciones extendidas, precisamente, por las capas de los tallos protoplasmáticos de los corpúsculos nerviosos ya descritos. Además de estas arborizaciones procedentes de fibras periféricas, contribuyen á formar este plexo, arborizaciones dirigidas en sentido opuesto á las anteriores y dimanadas de las fibras profundas. Estas fibras vienen del cuerpo geniculado y forman parte del *fascículo geniculado talámico* ya descrito. Con estas fibras, marchan algunas venidas del *tractus opticus* (fibras profundas ópticas); sospechamos si se tratará de fibras procedentes de la retina, aun cuando la arborización terminal que proyectan en el interior del ganglio sea de ramitos finos, y no tan regular como las arribadas del tractus directamente, ofreciendo, por lo tanto, un aspecto algo diferente.

Además, la mayor parte de las fibras profundas de paso, dan al plexo colaterales de conexión. También puede verse que al nivel de este punto, algunas fibras profundas dan largas ramas que llevan la dirección del cuerpo *pretectal* y de la comisura posterior. Para nosotros es muy ve-

rosímil que de este ganglio vayan largas colaterales á la comisura posterior.

GANGLIO DEL ISTMO

Estudiado este ganglio en las aves por diversos autores, entre los que debemos mencionar á Stieda, Schulgin, Bellonci, Edinger, Perlia y otros, con los métodos clásicos, no fue sometido al célebre método de Golgi hasta que mi hermano realizó su trabajo ya citado en el encéfalo del pollo. En los reptiles y batracios, también nosotros habíamos realizado investigaciones especiales con este método, por el cual habíamos observado que en el interior de este ganglio terminaban gran número de fibras, arborizándose, procedentes de la substancia blanca profunda del *lóbulo óptico*, y que en las células propias del mismo, tenían su origen algunas fibras de la comisura de Gudden.

Conocido por mi hermano con el nombre de *ganglio externo*, ofrece una forma semilunar, ó mejor, forma de vírgula, alargado transversalmente y situado en la parte postero-externa del lóbulo óptico. Según Schulgen, este ganglio contiene células multipolares muy grandes. Mi hermano, que logró colorear estas células por el cromato de plata, dice que no pudo determinar el curso de sus axones. Manifiesta, además, que en los embriones de pollo, se ven cruzar en este ganglio multitud de fibras nacidas en las células ganglionares del techo óptico. Ninguna de estas fibras terminaría, según mi hermano, en el ganglio, sino que la atraviesan totalmente, suministrándole algunas colaterales arborizadas y yendo, por fin, á terminar, mediante arborizaciones varicosas, al acúmulo de substancia gris inmediato, señalado en su fig. 8 con la letra *e*, y denominado por él *ganglio interno*. Nuestras investigaciones comprueban, en parte, estos descubrimientos.

En las secciones transversales y posteriores del lóbulo óptico, se observa este ganglio con una forma semilunar, ó mejor, con forma de vírgula con un extremo grueso interno y superior, y el externo muy delgado é inferior (fig. 4, *S*, *I*), terminado en un engrosamiento redondeado. Este engrosamiento, continuado con el resto de la masa ganglionar, fue considerado por mi hermano como un ganglio diferente, y dióle la denominación de ganglio interno; pero en realidad, es parte del mismo ganglio del *istmo*. Esta masa gris comprende dos regiones distintas ó dos mitades: una superior y otra inferior, divididas por una corriente central de fibras meduladas, venidas del techo óptico. Cada una de estas dos regiones contienen *células nerviosas*, *fibras de paso* y *fibras colaterales arborizadas*, pero ofreciendo éstas una disposición muy distinta. Además, este ganglio está rodeado, por arriba y por abajo, de abundantes fibras

nerviosas que le separan de las partes próximas. Estas fibras son procedentes, en gran parte, de la comisura de Gudden, que aborda el techo óptico y el ganglio del *istmo* por su lado superior y externo, y de las fibras descendentes del lóbulo que le circundan por dentro y por abajo. Los tubos lobulares forman los fascículos tecto-bulbar y espinal de los vertebrados inferiores.

Células nerviosas de la región inferior del ganglio del istmo.—Están dispuestas en líneas perpendiculares, irregulares y formando series de tres ó cuatro elementos superpuestos. El método de Golgi las impregna fácilmente, mostrando un cuerpo cónico con varias ramas ascendentes y

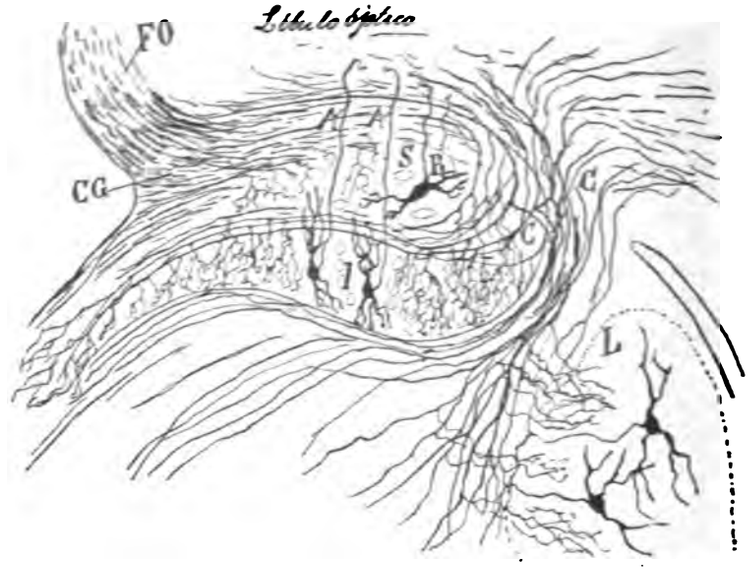


Fig. 4. — Ganglio del istmo de un gorrión: S, porción superior; I, porción inferior; AA, cilindros-ejes de las células de la región inferior del ganglio; B, célula de la región superior; FO, fibras ópticas del techo; CG, comisura de Gudden; L, ganglio lateral con dos células que mandan su axon á las fibras descendentes del lóbulo.

descendentes, cortas, flexuosas distribuídas en el interior del ganglio. Estas expansiones presentan dientes semejantes á los que exhiben los apéndices protoplasmáticos de las células de Purkinje del cerebelo.

El cilindro-eje de estos elementos es grueso, atraviesa ascendiendo la región superior del ganglio, donde deja algunas colaterales, y se hace antero-posterior al nivel de las fibras de la comisura inferior, con las cuales se continúa fig. 4, *AA*). Estas células dan origen á la comisura de Gudden; mas no á todas sus fibras, pues, como hemos de ver, tiene este sistema fibras de muy diversa procedencia.

Células de la porción superior del ganglio. — Son elementos de gran tamaño, multipolares, y orientadas en sentido transversal, ofreciendo varias expansiones aserradas divergentes, y un axon grueso que marcha también hacia arriba, perdiéndose entre las fibras de la comisura inferior (fig. 4, *B*).

Fibras nerviosas venidas del lóbulo óptico. — En todos los vertebrados se ven penetrar fibras con mielina, procedentes de la capa medular profunda del techo óptico. Estas abordan el ganglio por su lado superior, concentrándose en un delgado fascículo central que separa la región superior de la inferior del ganglio, y cuyo fascículo marcha hacia abajo y atrás (fig. 4, *CC*), para formar parte del haz *tecto espinal* de Edinger. Estas fibras dan en su trayecto colaterales escasas para la porción ganglionar superior, pero abundantísimas para su porción inferior y también para el extremo periférico de este órgano, que fue denominado por Santiago Ramón *ganglio interno.*

Una observación atenta demuestra que las fibras descendentes lobulares, divídense casi todas en dos ramas al penetrar en el interior del ganglio: una corta, que se extingue en multitud de ramitas arborizadas en él, y otra que marcha hacia el bulbo. Esta división se ve con gran claridad en los batracios.

Comisura de Gudden. — No es nuestro objeto dar de esta comisura una descripción detallada en esta ocasión; consignaremos tan sólo que las fibras comisurales que penetran en el ganglio del istmo, se continúan, unas con los cilindros-ejes de los corpúsculos propios de este centro, teniendo aquí su origen; pero otras se arborizan en la porción superior de este ganglio, terminando allí, por lo tanto. Estas últimas, difíciles de ver en las aves, pero de fácil comprobación en los batracios, quizá provengan del ganglio análogo opuesto, conexionándose así estos centros, mediante las mencionadas fibras; pero bien pudiera suceder que procediesen de la substancia gris talámica, pues también de esa región afluyen cilindros-ejes á la comisura inferior. En las aves, esta comisura ofrece una disposición idéntica á la de los reptiles, dada á conocer por nosotros en nuestros anteriores trabajos, y especialmente en los referentes al encéfalo del camaleón. Situada por encima del quiasma (figuras 1 y 2, *CG*), marcha hacia atrás y afuera, formando una corriente fibrilar profunda por dentro del *tractus opticus.* En la región geniculada, van divergiendo cada vez más sus fibras en su trayecto. Al llegar al *núcleo redondo* del tálamo, penetran las fibras comisurales en un ganglio aplicado á la parte posterior del mismo, en cuyo interior se distribuyen largas colaterales que brotan perpendicularmente de las fibras comisurales, formándose así un intrincado plexo entre las células propias de esta

masa de substancia gris. Este ganglio, descrito ya por nosotros en los reptiles, encuéntrase también en las aves, aunque situado más lateralmente que en aquellos vertebrados, y no sólo se distribuyen en él estas largas colaterales nacidas en las fibras de la comisura, sino que también se ven nacer algunas de estas fibras en las células de este ganglio.

Por esta conexión, denominaremos á este centro nervioso *ganglio talámico de la comisura*. Después de haber atravesado este centro, continúan hacia atrás las fibras comisurales, formando un fascículo apretado confundido con las fibras ópticas de la raíz basal, y el cual se coloca en el lado superior del ganglio del istmo, mezclándose de un modo inextricable con las fibras de la capa décimatercera del lóbulo.

Aunque es difícil la persecución de las fibras comisurales en esa región, algo hemos podido percibir respecto á su paradero definitivo, habiendo llegado á la convicción de que gran número de éstas fibras siguen la dirección de las del fascículo tecto-bulbar, mezclándose á éstas y llevando una dirección caudal sin entrar en el ganglio del istmo. Algunas parecen penetrar profundamente en el techo óptico, marchando un buen trecho por su región medular interna, confundiéndose con las fibras propias de esta capa. En fin, otras penetran en la parte superior del ganglio del istmo, mezcladas con fibras ópticas, dividiéndose en axones originados, como llevamos dicho, en los corpúsculos propios de este ganglio, y axones terminados en su parte superior mediante arborizaciones libres.

Fibras ópticas del ganglio del istmo.—Como en páginas anteriores llevamos expuesto, Perlia, Mayer y otros autores, afirman que en este núcleo terminan fibras ópticas procedentes del fascículo óptico medio. Nosotros hemos estudiado este asunto en los reptiles y batracios con el método de Marchi, y jamás hemos podido comprobar vestigios degenerativos en las fibras que afluyen al núcleo del istmo. En las aves no hemos realizado experimentos en este sentido, de manera que no hemos podido comprobar los hechos indicados por los autores citados. Sin embargo, la observación directa en preparados obtenidos mediante la aplicación de los métodos de Golgi y de Weigert, parece conducir á la probabilidad de que algunas fibras ópticas penetran en el interior del ganglio del istmo. En cortes antero-posteriores de los lóbulos ópticos y ganglio del istmo de las aves, obsérvase que por encima del ganglio se confunden las fibras ópticas más inferiores del techo, con las procedentes de la comisura de Gudden y juntas penetran en la región superior del ganglio, donde nos ha parecido verlas terminar en arborizaciones libres (figura 4, *FO*).

Ganglio lateral del cerebro medio (nucleus lateralis mesencephali).—Edinger ha estudiado este ganglio en todos los vertebrados y nosotros

hemos aplicado el método de Weigert y el de la impregnación negra en los peces, batracios, reptiles y aves, habiendo encontrado en todos estos seres una constitución idéntica.

Mi hermano, en su Monografía sobre *El lóbulo de las aves*, hace una descripción bastante concisa de la estructura especial de este centro, con arreglo á las revelaciones del método de Golgi, y al cual llama *ganglio superior*.

Constituye, dice el histólogo de Madrid, una masa considerable, extendida transversalmente por debajo de la cavidad ventricular y está formada por numerosos y pequeños elementos. Son, en gran parte, estrellados, con expansiones protoplasmáticas, largas y flexuosas. El cilindroeje, que nosotros hemos podido seguir hasta la gran banda medular colocada en su vecindad, parece llevar un curso descendente sin conexionarse con los elementos del techo óptico».

Nuestras observaciones, comprueban y amplían la precedente descripción de mi hermano (fig. 4, *L*).

El ganglio ó *nucleus lateralis mesencephali* es una formación nerviosa situada por delante y por dentro del ganglio del istmo, en la parte externa del suelo del ventrículo lobular. Limitado por abajo por una lámina de substancia blanca, procedente de la capa medular del techo (formada por fibras que marchan hacia abajo y atrás para hacerse caudales en las regiones inferiores del cerebro medio y dirigirse á la médula), por arriba está separado del epitelio ventricular por una estrecha zona de substancia molecular que contiene algunas fibras meduladas, continuación esta capa de la décima cuarta del techo óptico.

Las *células nerviosas de este ganglio* son estelares, de tamaños diferentes y provistas de varias expansiones divergentes y espinosas. Su axon marcha constantemente hacia afuera y abajo (fig. 4, *L*) para penetrar, como ya demostró mi hermano, en la banda medular que baja del lóbulo óptico. En los batracios y reptiles hemos visto que esta expansión nerviosa se divide en dos ramas: una delgada, que marcha hacia el lóbulo óptico, y otra más gruesa, que se dirige hacia abajo y atrás, asociándose á las fibras descendentes del lóbulo.

Colaterales arborizadas. — Todas las fibras bajadas del lóbulo que recubren por fuera y atrás el ganglio *lateral mesencefálico*, mandan á su interior colaterales, que al ramificarse entre las células propias de este centro, construyen un tupido plexo intercorpuscular.

En los preparados obtenidos con el método de Weigert, hemos visto salir de la parte posterior de este ganglio, el fascículo longitudinal lateral de Edinger, el cual marcha oblícuamente hacia atrás y abajo, continuándose con la parte lateral de la médula, como ya indicó este autor.

Es verosímil que este fascículo contenga fibras nacidas de los cilindros-ejes de los corpúsculos propios de este ganglio. Además, en secciones transversales del cerebro medio, hemos visto que algunas fibras nacidas de la parte interna de este centro, pasan al través de la comisura posterior al otro lado, estableciéndose de este modo conexión entre ambos ganglios laterales.

Jamás hemos visto penetrar en los ganglios laterales fibras ni colaterales ópticas, por lo cual creemos que estos centros no tienen relación directa con el *tractus opticus*, pero sí con las fibras profundas del lóbulo que le dejan colaterales al descender por su parte lateral ; á su vez, las fibras nacidas en los corpúsculos propios de este ganglio, por sus ramas ascendentes, conexiónanse con el lóbulo óptico. El ganglio lateral recibe, por lo tanto, impulsos nerviosos del lóbulo óptico y los refleja hacia la médula, al través de sus elementos propios por las fibras originarias del fascículo longitudinal lateral, difundiéndolos por los centros grises medulares. Por estas conexiones, pudiera considerarse este fascículo como formando parte de la vía refleja establecida entre los centros ópticos donde acaban fibras retinianas y los centros motores medulares, de un modo semejante á lo que ocurre, en sentir de todos los anatómicos, en el fascículo longitudinal posterior.

TECHO ÓPTICO

El techo del lóbulo óptico de las aves ha sido objeto de un trabajo circunstanciado de mi hermano (1). En este trabajo quedó por primera vez establecido el modo de terminación de las fibras llegadas de la retina, así como sus conexiones con las células nerviosas de dicho centro.

La interpretación fisiológica hízola dicho sabio en un folleto posterior, en el cual defendió por primera vez la teoría de la polarización dinámica (2). Posteriormente, van Gehuchten (3), siguiendo el derrotero iniciado por el histólogo de Madrid, realizó también investigaciones con el mismo método en el pollo, comprobando los descubrimientos de aquél y ampliándolos con la adquisición de nuevos hechos.

Muy distinto es el número de capas admitidas por los anatómicos en estos interesantes centros. Stieda cuenta, sin contar el epitelio, trece ca-

(1) *S. R. Cajal* : Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques, *Journal intern. d'Anat. et de Physiol.*, &., 1891, tomo VIII.

(2) *S. R. Cajal* : Significación fisiológica de las expansiones protoplásmicas, &. *Memoria leida en el Congreso médico de Valencia*. Junio de 1891.

(3) La structure des lobes optiques chez l'émbryon de Poulet, *La cellule*, 1892.

pas. Bellonci, que ha estudiado el lóbulo óptico de las aves de gran tamaño, con el método de Exner, reconoce once capas. Mi hermano manifiesta, y á esta opinión nos adherimos nosotros, que es difícil determinar el número de capas que constituyen el techo óptico, porque estas varían algo en las diversas regiones del órgano, y, según las distintas especies de pájaros. Para poder diferenciar estas zonas, hay que explorar la región media del techo, donde aparecen bien separadas y con el mayor grado de anchura posible.

Van Gehuchten, en el trabajo citado, rechaza el excesivo número de capas, porque además de ser muy difícil la separacion de las mismas en algunas regiones del techo, no hay un criterio morfológico ni fisiológico fijo para distinguirlas, pues en un mismo estrato viven células de forma distinta y corpúsculos análogos pueden distribuirse por estratos diversos. Con arreglo á este modo de ver, van Gehuchten distingue sólo tres grandes capas, que son : 1.ª, una *capa externa* formada principalmente por la terminación de las fibras del nervio óptico ; 2.ª, una *capa media de substancia gris*, casi exclusivamente constituída de células nerviosas ; 3.ª, una *capa interna de substancia blanca*, donde se encuentran las fibras centrales.

Mi hermano admite quince capas y nosotros dieciséis, con el epitelio ventricular. Cierto es, como van Gehuchten advierte y nosotros hemos indicado en nuestros anteriores estudios de los lóbulos ópticos en los vertebrados inferiores, que estas capas no ofrecen una estructura homogénea. Pero esto mismo ocurre con las distintas capas distinguidas en la corteza cerebral y en la mayor parte de los centros nerviosos, pero, en general, reconócense distintas zonas donde quiera que el microscopio denuncia una disposición distinta de sus factores componentes. Además debemos indicar que estas capas, con pequeñas variantes, pueden reconocerse en todos los vertebrados inferiores, lo cual indica que no es condición tan accidental como parece la colocación relativa de las células y fibras nerviosas ; aparte de que la precisa determinación de la situación de estos elementos favorece considerablemente su estudio y evita confusiones. Por no haber aceptado este criterio, la descripción de van Gehuchten, interesante bajo muchos puntos de vista, resulta muy confusa, viéndose obligado este sabio, para alcanzar dicha exactitud, á aludir á menudo á las capas admitidas por mi hermano.

Primera capa de mi hermano ó capa de las fibras ópticas. — Es la más superficial de todas y se compone casi exclusivamente de fibras medulares espesas que vienen directamente y en sentido transversal de las cintas ópticas. Como mi hermano demostró antes que nadie, estas fibras se terminan en unas ricas arborizaciones medulares, de ramitas ensortija-

das, varicosas y libremente terminadas. Estas arborizaciones libres, que nosotros hemos encontrado en todos los vertebrados, ocupan todo el espesor del techo, desde la segunda hasta la séptima capa, formando un tupido plexo dividido en cuatro pisos.

El primero y más superficial (fig. 5, *A*), se compone de arborizaciones cortas, aplastadas de arriba á abajo, que se distribuyen por la zona segunda. El segundo piso, consta de arborizaciones más extensas y voluminosas extendidas al nivel de la tercera y cuarta capas celulares (fig. 5, *B*). El tercero se compone de arborizaciones de fibras ópticas

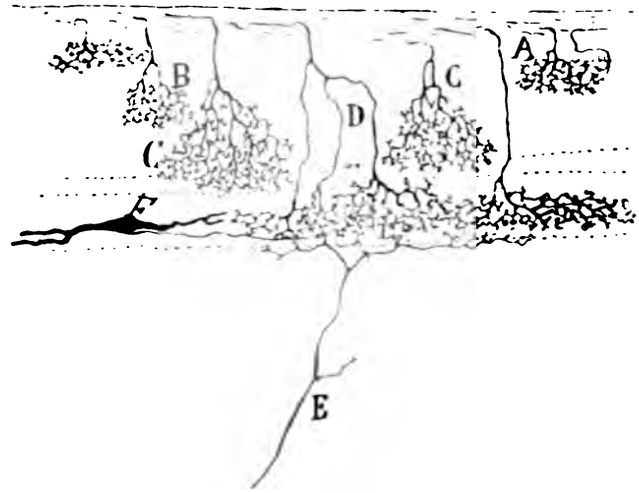


Fig. 5. — A, arborización óptica del primer piso ; B, arborización óptica del segundo piso ; C, arborización óptica del tercer piso ; D, arborización óptica del cuarto piso ; F, corpúsculo horizontal de la capa séptima ; E, fibra profunda del techo arborizada en la capa séptima.

más robustas. Estas arborizaciones son las más ricas y las más alargadas, y cesan bruscamente en el plano de la capa sexta, después de haber llenado con sus ramitos flexuosos (fig. 5, *C*), todo el espesor de la capa quinta ; y, por último, el cuarto piso está formado por arborizaciones aplastadas de arriba á abajo y colocadas en el espesor de la capa séptima (fig. 5, *D*).

Segunda capa.—Esta capa fue considerada por Bellonci como una serie de corpúsculos neuróglicos. Pero como demostró mi hermano, está formada por una serie irregular de pequeños elementos nerviosos de forma irregular, que no son exclusivos de esta capa, puesto que pueden hallarse en otras. Entre estos corpúsculos, que también se ven de vez en

cuando en la zona tercera, cabe distinguir dos tipos : el de *axon semilargo* y el de *axon corto.*

1.° *El de axon semilargo*, ofrece un soma pequeño más ó menos redondeado, multipolar, disperso irregularmente por la citada capa. Su expansión funcional, brota, ya del cuerpo ya del punto inicial de una expansión protoplasmática, y marcha hacia adentro, atravesando de un modo perpendicular las capas subyacentes hasta la duodécima de mi hermano, en cuya región se extingue en varias ramitas ténues de gran longitud y curso transversal. Estas ramitas, que por su delgadez y aspecto varicoso irregular creemos deben reputarse como terminales, se confunden con las fibras más profundas del fascículo *geniculado-tectal*, las cuales, en su curso transversal, recorren también las capas profundas del lóbulo (fig. 6, *AA*).

A nuestro juicio, este tipo celular corresponde á los elementos de axon corto, habitando en todos los plexos del lóbulo y cuyo papel consiste en establecer relación entre éstos.

Efectivamente, como ya advirtió van Gehuchten, obsérvase que los cilindros-ejes de dichos elementos estrellados van, en su derrotero hacia dentro, repartiendo ramitas colaterales horizontales ó recurrentes, algunas de las cuales ofrecen gran semejanza con las arborizaciones retinianas, por el aspecto retorcido y ensortijado de sus ramitos finales ; esto se ve de un modo preferente en las que penetran en la capa tercera. En el interior de la capa novena, es tal la extensión y número de estas ramitas, que cuando la impregnación no es completa, nos hace suponer se trata de la total terminación del cilindro-eje. Esto es lo que ha motivado el error de van Gehuchten, cuando afirma que á veces no pasan las expansiones funcionales de la primera fila de células ópticas.

2.° *Células de cilindro-eje corto.* — Son muy raras estas células, pero nosotros hemos logrado impregnarlas bien alguna vez (véase fig. 6, *B*). Ofrecen un cuerpo piriforme ó prolongado con expansiones protoplasmáticas polares, agotadas en el interior de las capas próximas. Sus cilindro-ejes terminan en el interior de la capa novena, mediante una arborización aplastada de filamentos largos y ligeramente varicosos. A poca distancia de su punto de emergencia, suministran ramitos recurrentes, distribuídos por las zonas segunda y tercera, y otros que penetran en el interior de la quinta.

En los reptiles, especialmente, vénse varias filas superpuestas de estos corpúsculos, los que invaden con sus ramas todas las capas moleculares periféricas (capas tercera, quinta, séptima y novena de las aves, especialmente las tres primeras), en las que forman plexos horizontales y cuyos cilindro-ejes, de gran longitud, agótanse en su interior, mediante

largas arborizaciones aplanadas. En las aves no nos ha sido posible, como tampoco á mi hermano ni á van Gehuchten, observar la terminación de estos cilindro-ejes; pero en los reptiles es fácil determinar su paradero, dada la poca extensión transversal de estos centros.

Capa tercera (zona de substancia granulosa de Stieda, substancia reticular de Bellonci). — Posee un aspecto finamente granuloso, que re-

Fig. 6. — Segmento de techo óptico de un gorrión. Los números expresan las capas que admitimos en este centro.—A, células pequeñas estrelladas; B, célula de la capa segunda de cilindro-eje corto; C, células fusiformes con cilindro-eje horizontal; F, células fusiformes ó cónicas con ramitas basilares recurrentes y cilindro-eje central; E, célula de cuerpo grueso y ramas protoplasmáticas finas; D, célula de cilindro-eje corto de la capa cuarta; G, células de cilindro-eje corto de la capa quinta; H, célula horizontal de la capa quinta.

cuerda á las capas reticulares de la retina; pero su verdadera composición es la plexiforme, como evidencia el método de Golgi. Según advierte mi hermano, esta capa carece de límites precisos, de manera que se confunde con los estratos próximos insensiblemente.

Como partes integrantes de esta región, describe mi hermano en su Monografía las *células fusiformes* y *algunos corpúsculos* estrellados de

cilindro-eje corto, que nosotros llevamos estudiados en la capa anterior. He aquí los factores integrantes de esta capa: 1.°, penachos protoplasmáticos terminales de gran número de corpúsculos profundos, provistos de un tallo radial periférico; 2.°, arborizaciones finales de cilindros cortos, reunidos de elementos yacentes en diversas zonas, pero especialmente en la octava, así como también ramitos procedentes de los corpúsculos de igual naturaleza, que hemos descrito en la capa segunda; 3.°, arborizaciones retinianas del primero y segundo piso; 4.°, penachos protoplasmáticos periféricos de las células ganglionares.

Como puede verse por lo que acabamos de expresar, la composición de esta capa es sumamente compleja.

Capa cuarta (capa tercera de Stieda). — Es una formación celular no muy bien limitada, que recorre transversalmente el techo óptico. Mi hermano describe en esta capa dos clases de células: 1.ª, un *corpúsculo estrellado pequeño*, provisto de un cilindro-eje descendente, susceptible de ser seguido más allá de la capa séptima; 2.ª, *grandes células fusiformes* horizontales, de dirección antero-posterior, y cuya expansión nerviosa se prolonga á veces hasta la capa novena sin dar colaterales, y á las que reputa como idénticas, por sus dimensiones y propiedades, á las células ganglionares de la capa décimatercera.

Van Gehuchten, denomina capa *granulosa interna* á esta región, pero comprende también en ella á la capa sexta. Este autor reconoce algunos tipos celulares más que mi hermano, aunque no precisa bien su situación. He aquí las células descritas por el sabio belga:

1.° *Células de cilindro-eje central*, provistas de un cuerpo prolongado y un tallo ramificado periférico. 2.° *Células pequeñas*, idénticas á las descritas en la capa granulosa externa (capa segunda de S. Ramón). 3.° *Células nerviosas de cilindro-eje corto y descendente*: este cilindro se agotaría al nivel de la primera fila de células ópticas, mediante ramitas horizontales muy largas (capa octava de S. Ramón). 4.° *Elementos nerviosos horizontales*. La célula de esta clase, representada por van Gehuchten en la fig. 10, ofrece un cuerpo horizontal prolongado y ramas finas y largas, y manda su axon transversalmente á territorios desconocidos. Trátase de un tipo distinto al descrito por mi hermano en esta región, pues mientras el primero ofrece idéntico aspecto que los elementos horizontales, estudiados en las capas más externas por mi hermano y nosotros, el segundo manda hacia adentro la expansión funcional y se parece más á los corpúsculos ganglionares profundos.

Poco podemos añadir nosotros á lo indicado por los citados autores. La fig. 6, ofrece todos los tipos celulares que hemos podido ver en numerosos preparados, y los cuales pueden reducirse á los siguientes:

1. *Células estrelladas*, idénticas á las descritas en la capa segunda.

2.° *Células de cilindro-eje corto*, cuyo axon se ramifica en las zonas moleculares próximas, especialmente en las quinta y séptima (fig. 6, *D*).

3.° *Células de cuerpo fusiforme*, más ó menos irregular, de ramos recurrentes basilares (fig. 6, *F*), que recuerdan á ciertos corpúsculos de la zona superficial de los tubérculos cuadrigéminos, y cuyo cilindro-eje se continúa con una fibra central, después de haber dado numerosas colaterales transversales.

4.° *Células horizontales con cilindro-eje transversal.*—Estos elementos ofrecen los mismos caracteres que otras células horizontales, situadas más arriba ó más abajo de la capa cuarta.

5.° *Corpúsculos de cuerpo grueso con ramas protoplasmáticas finas*, idénticas á las que emiten los corpúsculos de la zona décimatercera. El cilindro-eje surge de una rama protoplasmática casi siempre, y desciende hasta la capa blanca. Esta célula existe también en los demás vertebrados inferiores (fig. 6, *E*).

Quinta capa (cuarta capa finamente granulosa de Stieda, parte de la zona novena de Bellonci). — De apariencia molecular, ofrece poquísimas células. Como demostró mi hermano, en su interior se distribuyen las arborizaciones retinianas del tercer piso. En cuanto á las células, manifiesta este autor que jamás pudo obtener de ellas buenas impregnaciones. Alguna vez, no obstante, ha encontrado células horizontales muy grandes.

Nuestras investigaciones nos han demostrado que la composición de esta capa es también bastante compleja, y muy semejante por su composición á la tercera capa. He aquí sus factores integrantes :

1.° *Células pequeñas de axon corto*, el cual se distribuye, parte en el interior de esta capa, parte en las zonas moleculares próximas (fig. 6, *G*).

2.° *Células horizontales*, muy escasas y de disposición idéntica á las de las zonas superiores (fig. 6, *H*).

3.° *Ramitas colaterales*, procedentes de los cilindro-ejes recurrentes, nacidos de los corpúsculos del segundo tipo de Golgi, yacentes en las capas sexta y octava.

4.° Ramos protoplasmáticos de las células profundas de tallo radial.

5.° Penachos dendríticos varicosos, dimanados de los corpúsculos ganglionares de las capas subyacentes.

6.° Colaterales nerviosas de conexión, nacidas de las fibras de la capa medular profunda.

7.° Arborizaciones nerviosas retinianas.

Capa sexta (porción de la capa novena de Bellonci, tercera zona de los granos de Stieda). — Es muy delgada, componiéndose tan sólo de una

fila de corpúsculos nerviosos de aspecto prolongado. Nosotros hemos logrado impregnaciones bastante completas de esta zona, en la que el método de Golgi demuestra que, á pesar de estar formada por una sola capa celular, alberga corpúsculos de morfología distinta. He aquí las variedades reconocidas por nosotros.

1.ª *Célula de cuerpo alargado* y tallo radial corto, agotado en ramas protoplasmáticas horizontales y varicosas. Esta célula, bien descrita por mi hermano, ha sido distinguida en los reptiles por nosotros, exhibiéndose con idéntica morfología que en las aves. En cuanto á su expansión nerviosa, desciende y se continúa con una fibra de la substancia blanca (fig. 6, *F*).

2.ª *Células de cilindro-eje corto recurrente.*—Estas células no discrepan en nada de los demás elementos de idéntica especie, observables en las capas limítrofes. Su axon, de delgadez extremada, desciende hasta la capa octava y á veces hasta la novena, en cuyo punto suministra ramitas colaterales, doblándose después hacia la periferia para atravesar, ascendiendo, las capas superpuestas é internarse en la capa plexiforme superficial (fig. 6, *A*), donde se termina por una arborización de finas hebras algo varicosas. Tanto en su trayecto descendente como en el ascendente, dicho axon va proyectando ramitos libres en el interior de las capas moleculares. Este corpúsculo abunda mucho en la capa octava.

3.ª *Células de cilindro-eje central y cuerpo prolongado.*—Estas células ofrecen una morfología idéntica á las que moran en la capa octava, y las cuales mandan su expansión funcional á la substancia blanca interna. Ofrecen un cuerpo prolongado provisto de ramas basilares, distribuídas en el interior de la capa novena, y un tallo radial que alcanza el límite periférico del lóbulo, dando en su tránsito ramas para los distintos plexos superficiales (fig. 6, *D*). En cuanto al axon, desciende dando ramos colaterales de gran longitud y de curso transversal en su mayor parte. Algunos de estos ascienden hasta las capas séptima y quinta, terminando en su interior. En cuanto á la terminación de este cilindro-eje, hemos visto, como ya lo advirtió mi hermano, que á veces se divide al nivel de la capa decimacuarta en dos ó más fibras transversales.

Capa séptima (octava capa finamente molecular de Stieda). — De aspecto finamente granuloso, es estrecha, bien limitada y ofrece poquísimas células. Según mi hermano, que la estudió con el método de Golgi, está constituída por la dispersión de las arborizaciones ópticas del cuarto piso y por ramificaciones colaterales de las expansiones protoplasmáticas y nerviosas, emanadas de los corpúsculos de la décima capa.

Es probable, añade además este autor, que entren á constituirla otros factores, por ejemplo, ramificaciones de ciertos cilindro-ejes descenden-

tes de las capas superiores, y además algunas fibras meduladas de curso arciforme y casi transversal, observables mediante el método de Veigert.

A lo expuesto por mi hermano y van Gehuchten, añadiremos nosotros algunos datos.

Nuestras observaciones nos han enseñado que esta capa subsiste en todos los vertebrados inferiores, con idénticos caracteres que en las aves, teniendo un desarrollo relativamente mayor en los saurios y batracios. Débese esto, á que además de las arborizaciones retinianas profundas, transitan por ella multitud de fibras continuadas con el *tractus opticus*, formando una banda muy manifiesta que recorre transversalmente todo el lóbulo. En las aves esta capa fibrilar está representada por alguna que otra fibra óptica ya vista por mi hermano, si bien desconoció su procedencia.

He aquí los factores constitutivos de esta capa interesante.

1.° *Las arborizaciones retinianas* profundas aplastadas (fig. 5, *D*). Rara vez, como se ve en nuestra figura, la fibra retiniana recorre un largo trecho en el interior de esta banda plexiforme. Casi siempre desciende con más ó menos oblicuidad de la capa retiniana, y sin dividirse se dilata en una arborización aplastada y muy elegante. En ocasiones, la fibra se divide ya en lo alto del techo óptico para formar tres arborizaciones contiguas.

2.° *Colaterales de conexión* de los axones de los corpúsculos estrellados de la primera, segunda y tercera capa.

3.° *Colaterales de los cilindro-ejes cortos* descendentes, procedentes de las capas próximas y especialmente de los corpúsculos de cilindro eje recurrente de la zona octava.

4.° *Arborizaciones procedentes de cilindros-ejes cortos* ascendentes (fig. 9, *EE*), nacidos en células situadas en las capas novena y décima.

5.° *Colaterales arborizadas* de células de axon arqueado residentes en la capa décima, que luego daremos á conocer (fig. 9, *D*).

6.° *Penachos protoplásmicos de células ganglionares* profundas y superficiales.

7.° *Expansiones protoplasmáticas* de la mayor parte de los corpúsculos de cilindro-eje central y periférico, que ofrecen un tallo radial protoplasmático.

8.° *Ramificaciones de los cilindros-ejes* de estos corpúsculos (células en cayado y de cilindro ascendente retiniano, primer tipo).

9.° *Arborizaciones libres* de ciertas fibras centrales que vienen del cuerpo geniculado talámico y ascienden oblícuamente en el techo óptico para terminar por ramitas libres en el interior de esta capa (fig. 5, *E*). Mi hermano y van Gehuchten vieron indudablemente estas arborizaciones,

pero desconocieron su procedencia (véase la lámina 4, S, de la Monografía de mi hermano).

10. *Algún corpúsculo horizontal* que distribuye sus ramas en sentido transversal en el interior del plexo, así como su expansión nerviosa (figura 5, *F*).

Capa octava (capa séptima ó tercera granulosa de Stieda, capa octava ó de pequeñas células fusiformes de Bellonci). — Es bastante espesa y ya el método al carmín revela corpúsculos de propiedades distintas. En medio de una formación muy abundante de pequeñas células globulosas, obsérvanse corpúsculos fusiformes y alguno que otro de gran tamaño y aspecto ganglionar.

Por la distinta forma y disposición del cilindro-eje, admite mi hermano los tipos celulares siguientes en esta capa, reconocidos también por van Gehuchten.

Tipo 1.° Célula de cuerpo elipsóideo que emite cortas y raras expansiones ascendentes y un grueso tallo descendente abundantemente arborizado (véase su fig. 2, *I*). El cilindro-eje se pierde entre las fibras de las zonas duodécima y décimatercera.

Esta célula fue vista por van Gehuchten y también observada por nosotros, y por cierto que en nuestros preparados el tallo protoplasmático periférico alcanza hasta la parte externa del lóbulo (fig. 7, *D*).

Tipo 2.° de Santiago Ramón : Está representado por células fusiformes ó globulosas con varias y delicadas expansiones descendentes, y una ó dos largas y varicosas descendentes. La prolongación nerviosa emerge de la parte inferior del cuerpo para descender hasta la zona novena donde termina por una arborización libre. Entre estos corpúsculos, dice este autor, que se observan algunos cilindro-ejes muy cortos y delicados, que se arborizan ya en el espesor del *stratum* octavo.

Tipo 3.° Células fusiformes gruesas de axon descendente continuado con una fibra de la capa décimacuarta. El cuerpo celular proyectaría hacia afuera un tallo protoplasmático, el cual se bifurcaría rápidamente en el interior de la capa séptima, donde terminaría por ramas varicosas.

Tipo 4.° Grandes células horizontales, de cilindro-eje horizontal, cuya terminación no pudo descubrir mi hermano.

Van Gehuchten designa á esta capa y á los demás estratos celulares profundos con la denominación de *capa media* ó zona de las células nerviosas ópticas ; denominación algún tanto impropia, puesto que hay células, por ejemplo, los corpúsculos de cilindro corto, que tan abundantes son en algunos puntos de su capa media, que no engendran ni fibra retiniana ni fibra óptica central; ni podemos tampoco asegurar que todos los corpúsculos de cilindro-eje central hayan de formar parte de la vía ópti-

ca. Más interesante consideramos la clasificación de los diversos elementos de esta región por la diversa longitud y dirección de su cilindro-eje; si bien no son estos caracteres los únicos que deben estimarse para la distinción de los corpúsculos nerviosos, pues las diferencias morfológicas marcadas y permanentes, constituyen también rasgos no despreciables para individualizar los elementos, sobre todo si estas diferencias implican especialidad de conexiones.

Inmediatamente por debajo de las arborizaciones retinianas profundas, dice el sabio belga, se encuentra una zona granulosa (la octava capa de S. Ramón), de límites bastante precisos, formada principalmente de células nerviosas de cilindro-eje corto. Un poco por debajo de esta zona se encuentra una hilera continua y á menudo doble de células voluminosas de cuerpo alargado y fusiforme. Estas células, dice van Gehuchten, por su extremo externo dan casi siempre un grueso tronco protoplasmático que se bifurca pronto y atraviesa la zona granulosa y penetra en la capa externa. Alguna vez este tallo externo se resuelve en un gran número de prolongaciones protoplasmáticas que se pierden entre las arborizaciones retinianas. Del polo interno de esta célula y de sus partes laterales, surgen numerosas ramas protoplasmáticas, largas y delgadas, de direcciones varias, que se enlazan con las prolongaciones de las células vecinas, de modo que forman un plexo inestricable. Estas prolongaciones entrecruzadas serían las que darían un aspecto finamente granuloso á la zona inmediatamente vecina (novena capa de Santiago Ramón), mejor que no las arborizaciones de los corpúsculos de cilindro corto y las colaterales de cilindro-eje descendente. El cilindro-eje nace de una de las ramas protoplasmáticas inferiores, y se dirige verticalmente hacia abajo, atravesando todo el espesor de la capa media, y llega hasta la capa interna, continuándose allí con una fibra nerviosa central. En este trayecto da numerosas colaterales.

La precedente descripción de van Gehuchten corresponde al tipo 3.° de mi hermano. Por lo visto, el micrógrafo belga no vió en esta región el tipo 2.° del mismo autor.

Nosotros hemos comprobado las descripciones de estos autores, y de nuestros trabajos resulta que la capa novena ofrece una gran complicación, albergando numerosas clases de células. Hé aquí los tipos principales:

1.° *Corpúsculos de cilindro corto recurrente periférico.*—Esta célula, qué es muy escasa en la capa sexta, forma en gran parte la capa que estamos estudiando. Ofrece un cuerpo pequeño, prolongado, con escasas ramitas laterales, y un tallo periférico dicotomizado en la parte externa del lóbulo (fig. 7, *A*). Del extremo central nacen, á veces, pequeñas ramitas curvas recurrentes. El axon brota desde este polo ó del principio de las

ramitas basilares, desciende hasta la novena capa, dando ramitos para el plexo de ésta, y en seguida asciende hacia la periferia, suministrando á las zonas plexiformes séptima y quinta ramitos finos, hasta extinguirse en una arborización cónica de ténues hilos varicosos situada en la tercera capa ó capa plexiforme periférica. Esta célula no ha sido descrita por mi hermano ni por van Gehuchten.

2.° *Corpúsculo de cilindro-eje corto profundo.*—Este corpúsculo, bien descrito por mi hermano y por van Gehuchten, ofrece un aspecto muy semejante al anterior, pero discrepa en la terminación de su cilindro-eje. Como mi hermano descubrió, se termina en el plexo de la novena capa, mediante una arborización de hilos largos horizontales (fig. 7, *B* y *E*).

3.° *Corpúsculos cónicos ó fusiformes de cilindro-eje central.* — Es el tipo 3.° de mi hermano, bien estudiado asimismo por van Gehuchten. Existe con idéntica morfología en todos los vertebrados, si bien hay que advertir que mi hermano identificó dos tipos que, aunque parecidos por el origen y destino de su cilindro-eje, discrepan por la longitud de su tallo periférico. En uno de estos tipos el tallo periférico asciende, dando ramas para todas las zonas plexiformes periféricas, alcanzando su ramificación final la segunda capa del techo (fig. 7, *D*). Las ramas basilares, como advirtió ya van Gehuchten, se dividen en el interior de la novena capa abundantemente, contribuyendo á formar un tupido plexo con las de otros elementos análogos. El axon desciende, y da largas colaterales, transversales unas y ascendentes otras, que penetran en las capas plexiformes superficiales y se continúa con una fibra central. En ocasiones hemos visto una división en T de ésta expansión, cuyas ramas de curso transversal ofrecen un grosor desigual.

Estos corpúsculos, por las conexiones con todos los pisos de arborizaciones retinianas, bien pudieran llamarse poliestratificados.

Tipo 4.° Muy parecido al anterior, ofrece un tallo grueso periférico, que se divide en ramos protoplasmáticos varicosos penetrantes en la quinta capa. Este corpúsculo es el mismo que hemos hallado en la zona sexta (fig. 7, *F*).

Tipo 5.° Célula de finas ramas protoplasmáticas periféricas y cilindro-eje central. El cuerpo de esta célula está exento de ramas basilares, pero en cambio muestra varias ramas periféricas paralelas que dan ramitos al atravesar todos los plexos superpuestos (fig. 8, *C*). El cilindro-eje nace ya del extremo central de la célula, ya del origen de alguna expansión, pudiendo ofrecer una disposición en cayado corto, el cual marcha á la subtancia blanca. Esta célula no ha sido representada por mi hermano ni por van Gehuchten, pero nosotros la hemos visto con idénticos caracteres en los reptiles también. ¿Se tratará de una variante de células ganglio-

nares periféricas? Opinamos que sí, en vista de que sus ramitos protoplasmáticos ofrecen el fino aspecto que en las células ganglionares.

Tipo 6.° Célula de cuerpo triangular ó redondeado con ramas protoplasmáticas fuertemente espinosas (fig. 7, *C*). Esta célula vive en la vecindad de la sexta capa molecular, mandando todas sus expansiones protoplasmáticas hacia la periferia, consumiéndose casi en su totalidad en el

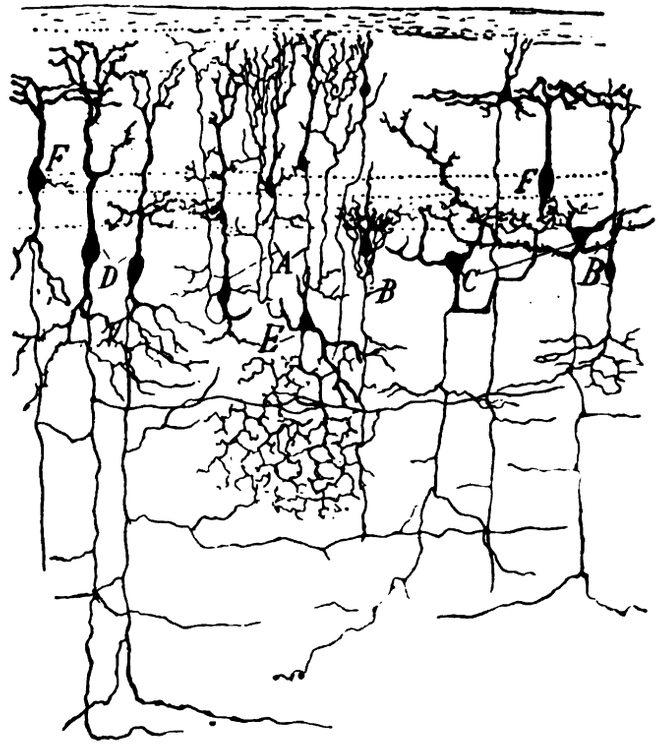


Fig. 7.—A, células de cilindro-eje corto y recurrente de las quinta, sexta y octava capas; B, célula de cilindro-eje corto de la octava capa; C, células triangulares con expansiones espinosas ascendentes de la octava capa; D, células de cuerpo cónico con cilindro-eje central; F, célula de penacho protoplasmático horizontal de la sexta capa; E, célula de cilindro-eje corto de la octava capa.

plexo de esta zona. A veces, como se observa en la fig. 3, estas ramas son casi horizontales.

En cuanto á la expansión nerviosa, es fina, descendente, y al llegar á la décima ó undécima capa la hemos visto dividirse en dos ramitas opuestas, transversales, cuyo paradero definitivo no hemos podido averiguar, si bien opinamos que deben continuarse, dada su dirección inicial, con las fibras transversales procedentes del fascículo *geniculado tectal*.

Tipo 7.° Corpúsculos horizontales, idénticos á los observados en las capas superiores, pero ostentando unas dimensiones mayores. Nada añadiremos á lo expuesto por mi hermano respecto á esta célula.

Tipo 8.° *Corpúsculos ganglionares.* — Aquí debemos distinguir dos variedades distintas :

a) Células de cuerpo más ó menos redondeado y prolongaciones largas, finas y terminadas en penachos varicosos. Es la célula ganglionar de mi hermano, que también se la observa aquí aunque muy escasamente (fig. 8, *C*). Su cilindro-eje va á la substancia blanca central.

b) Célula de cuerpo triangular, de ramas espinosas divergentes, terminadas mediante ramificaciones aplastadas en los plexos superficiales. El cilindro-eje marcha también hacia la capa blanca central (fig. 8, *D*).

Estos dos tipos de células de gran tamaño, encuéntranse en todos los vertebrados y se distinguen siempre por el distinto grosor de sus expansiones protoplasmáticas. También en la decimatercera capa pueden reconocerse estas dos clases de células; haremos notar que el tipo 2.° nos ha parecido siempre muy escaso.

Novena capa.—Es plexiforme (octava capa molecular de Stieda; sexta capa de substancia reticular de Bellonci), aunque contiene algunas células nerviosas. Según mi hermano, integran este plexo arborizaciones libres de corpúsculos de la octava capa, más colaterales de conexión de cilindros-ejes de su tipo celular tercero. Van Gehuchten advierte que este plexo lo engendran preferentemente las ramificaciones dendríticas basilares de los corpúsculos de cilindro-eje central de la capa granulosa interna.

En cuanto á las células, son muy robustas y afectan formas triangulares ó fusiformes y exhibiendo, en fin, los caracteres de los ganglionares de la decimatercera capa.

Nosotros hemos comprobado las observaciones de los autores citados, y á los cuales podemos añadir algunos hechos nuevos.

Por esta capa se distribuyen los tallos protoplasmáticos basilares de multitud de corpúsculos periféricos, especialmente de los que moran en la capa octava, y, además, las arborizaciones terminales de muchas células de cilindro-eje corto que residen ya en las capas superficiales ó en regiones más internas (fig. 6 y 7).

Añadamos aún, que esta capa ofrece células correspondientes á los mismos tipos que se describen en los estratos limítrofes octavo y décimo, por lo cual no haremos de ella una descripción especial.

Décima capa.— Muy interesante por los diversos elementos que en ella se encuentran. Bien estudiada por mi hermano y por van Gehuchten, nosotros hemos comprobado las descripciones de estos autores y hemos

logrado realizar un análisis más acabado de esta importante región. He aquí los distintos tipos celulares que el método de Golgi nos ha mostrado.

Tipo 1.° *Célula fusiforme con axon periférico* (variedad de Santiago Ramón).—Este elemento especial, comprobado por nosotros en los reptiles, batracios y peces, fue descubierto y bien descrito por mi hermano y confirmado por van Gehuchten y Kölliker (1). Ofrece de especial esta célula que su expansión funcional no emerge del cuerpo, sino del tallo

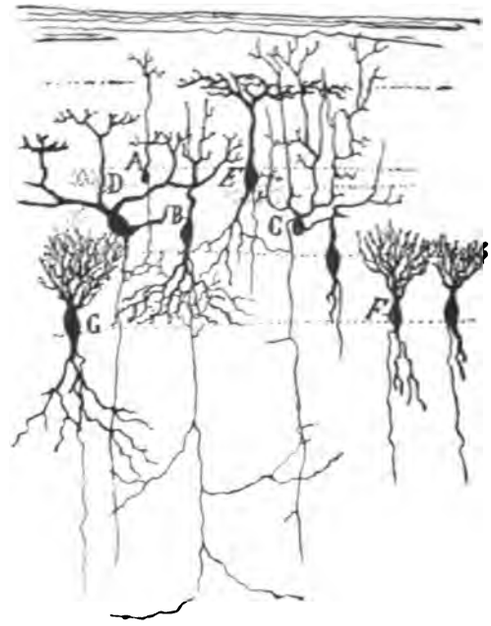


Fig. 8. — A, célula de cilindro-eje corto de la capa sexta; B, célula fusiforme con cilindro-eje central de la capa octava; C, primera variedad de célula ganglionar ó de ramas protoplasmáticas finas; D, segunda variedad de célula ganglionar ó de ramas gruesas; E, célula de penacho protoplasmático horizontal de la capa octava; F, células de penacho protoplasmático corto de la capa décima.

radial periférico; marcha en seguida hacia afuera, haciendo ligeras inflexiones, y, al atravesar la capa sexta, forma una elegante arborización redonda, aplastada, de ramitos retorcidos, que se asemeja á una arborización retiniana del último piso, y después continúa su curso periférico, sin dar rama alguna colateral hasta llegar á la capa de las fibras ópticas donde penetra (fig. 9, *AA*). Mi hermano, que fue el que descubrió esta célula, cree probable que estos cilindro-ejes de marcha centrífuga en-

(1) Kölliker: Lehrbuch der Gewebelehre 6, Aufl. u. Band, 1896.

gendren las arborizaciones libres descritas por él en la retina. A esta opinión se adhiere también van Gehuchten, y nosotros la estimamos muy verosímil, si bien debemos advertir que esas arborizaciones retinianas no están exclusivamente formadas por los cilindro-ejes de este tipo celular, puesto que también del *cuerpo geniculado talámico* marchan al ojo fibras centrífugas y es muy verosímil sospechar que estas fibras terminarán de análoga manera en la retina.

En cuanto al tallo de donde emerge el cilindro-eje, marcha hasta la zona plexiforme superficial, lugar donde se termina en ramitos horizontales de bastante longitud. Además, este tallo emite dendritas al nivel de todos los plexos. Entre éstas, llaman la atención las que suministra á la capa sexta, por ofrecer la disposición de una arborización discóidea, aplastada, que se confunde fácilmente con la que el cilindro-eje proyecta en la misma zona. Por esta semejanza, se explica el error en que ha caído van Gehuchten al asegurar que esas arborizaciones procedían exclusivamente del tallo protoplasmático y nunca del cilindro-eje. Pero es indudable que la interpretación de mi hermano es la única exacta.

Este corpúsculo exhibe constantemente dendritas basilares muy largas que bajan hasta la capa plexiforme profunda, como puede observarse en todos los vertebrados. Lo que pasa en las aves, y sobre esto hemos de insistir todavía, es que, dada la situación profunda de la capa medular blanca y el exíguo desarrollo de la substancia gris central, no existen los estratos plexiformes internos de los reptiles y batracios, regiones por donde se distribuyen de preferencia las ramas basilares de estos corpúsculos y de las células en cayado. En las aves, las ramas basilares se extinguen en una zona plexiforme representada en la fig. 1.ª del trabajo de mi hermano con el nombre de capa duodécima.

Tipo 2.° *Célula de cilindro-eje periférico.* — Este elemento, en la forma y tamaño de su cuerpo y aun disposición de su cilindro-eje, se confunde con el anterior. Por esta razón, no han hecho de él mención los autores que nos han precedido en estos estudios. Discrepa, no obstante, del tipo primero, porque el axon carece del rosetón ó arborización aplastada de la capa sexta, y porque su tallo radial se descompone en una ramificación tupida, ancha y varicosa. Esta célula la hemos visto en todos los vertebrados, pero es sumamente escasa (fig. 9, *B*).

Tipo 3.° *Célula de cilindro-eje periférico.* — Algo más abundante que la anterior, ocupa las filas más superficiales de la capa décima, y en ocasiones la hemos encontrado también en el interior de la zona novena. Existe en todos los vertebrados inferiores, y se caracteriza por ofrecer un cuerpo piriforme exento de ramas basilares ó de aspecto rudimentario, y un tallo radial delgado que atraviesa todas las capas superficiales, en las

cuales deja sus ramitos arqueados. El cilindro-eje es delgado y marcha hacia la periferia, dando en su tránsito ramitas colaterales, hasta que, al llegar á las capas tercera y segunda, se extingue en varios filamentos largos confundidos con las fibras ópticas. Suponemos que se trata de filamentos terminales, distribuídos por la región más superficial del lóbulo (figura 9, *C*).

Tipo 4.° *Célula de cilindro-eje corto ascendente* (fig. 9, *EE*). — Esta célula se halla por dentro de las anteriores. Ofrece un cuerpo pequeño, con ramas divergentes varicosas, y un cilindro-eje que marcha hacia afue-

Fig. 9. — A, célula de cilindro-eje retiniano ó periférico, primer tipo; B, célula de axon periférico, segundo tipo; C, célula de axon ascendente corto; D, células nerviosas invertidas de axon central; E, células de cilindro-eje corto ascendente.

ra, y se arboriza entre los corpúsculos de las capas octava y novena principalmente.

Tipo 5.° *Células de cuerpo prolongado y de cilindro-eje central.* — No las detallamos, pues á nuestro juicio son semejantes á los corpúculos encontrados por mi hermano en la capa octava, ó sean al tipo primero de la misma.

Capa undécima. — Ofrece diversos tipos celulares, entre los que destacan las células en cayado. Así denominó mi hermano á una célula interesante, descubierta por él, y caracterizada por brotar el axon del tallo radial á distancia del cuerpo. Este axon se incurva después bruscamente,

para continuarse con una fibra central. Nosotros hemos distinguido algunas variedades de estos corpúsculos que también han sido confirmadas por v. Gehuchten y Kölliker.

1.ª *Variedad de células en cayado de tallo radial corto.* — Habita en las regiones más superficiales de la capa undécima, y se caracteriza por la forma cónica y grosor de su cuerpo, del cual brota el tallo radial, de donde nace el cilindro-eje á poca distancia del cuerpo (fig. 10, *C*), y dicho tallo se extingue en la capa octava, mediante una copa cónica ó ligeramente aplastada de ramitos apretados. Cuando más ascienden estos tallitos terminales, no rebasan jamás la zona séptima. En cuanto á sus expansiones basilares, son descendentes, y se distribuyen por todo el espacio comprendido entre esta capa y la decimatercera. El axon va á la región blanca profunda.

Esta célula, en caso de tener relaciones dinámicas con las fibras retinianas, será exclusivamente con el último piso de arborizaciones, pues su dendrita periférica no pasa de la capa séptima.

2.ª *Variedad de células en cayado de tallo radial largo.* — Habita algo más profundamente que la anterior, y ofrece un cuerpo pequeño y redondeado, provisto de ramas basilares y con tallo radial, delgado, flexuoso, que llega hasta la periferia del techo óptico. En su curso hacia afuera, da ramas á las capas plexiformes periféricas, conexionándose probablemente con todos los pisos de arborizaciones retinianas. El axon nace á mayor distancia del cuerpo que en la variedad anterior, y sigue un derrotero central idéntico (fig. 10, *D*).

Este corpúsculo por sus ramitas arborizadas al nivel de los plexos retinianos, se conexiona con las fibras periféricas, ofreciendo, por lo tanto, una diferencia fisiológica de interés, con relación al anterior, que parece conexionarse de un modo exclusivo con el último piso de arborizaciones.

3.ª *Células en cayado de cilindro-eje corto* (fig. 10, *F*).—Esta célula es muy escasa. Tan sólo dos veces la hemos visto con completa claridad. Ofrece un cuerpo pequeño provisto de un tallo erizado de ramitas varicosas y ramas basilares de idéntica disposición. Su axon brota del tallo radial para descender después, haciendo grandes inflexiones y agotarse, mediante largos ramitos terminales, en el interior de las capas duodécima y decimatercera.

4.ª *Células ganglionares de gran tamaño.*—Entre los corpúsculos que componen esta capa, reconócense algunos de gran tamaño, de cuerpo triangular con ramas vigorosas de curso oblícuo, divergentes, que se consumen en el interior de los plexos periféricos. Esta célula no habita solamente en esta capa, puesto que la hemos encontrado ya en la capa octava y también se la ve en la decimatercera (fig. 11, *A*). Su cilindro-eje

nace casi siempre de la porción emergente de un grueso tallo, y á veces forma un pequeño cayado inicial. Este axon es descendente y penetra en la capa blanca central.

5.ª *Células ganglionares de expansiones finas axoniformes* (fig. 11, *B*). —Esta célula, muy bien descrita por mi hermano, corresponde á las que encontraremos más adelante en la capa decimatercera en gran abundancia. En los reptiles se la encuentra también ostentando idéntica morfo-

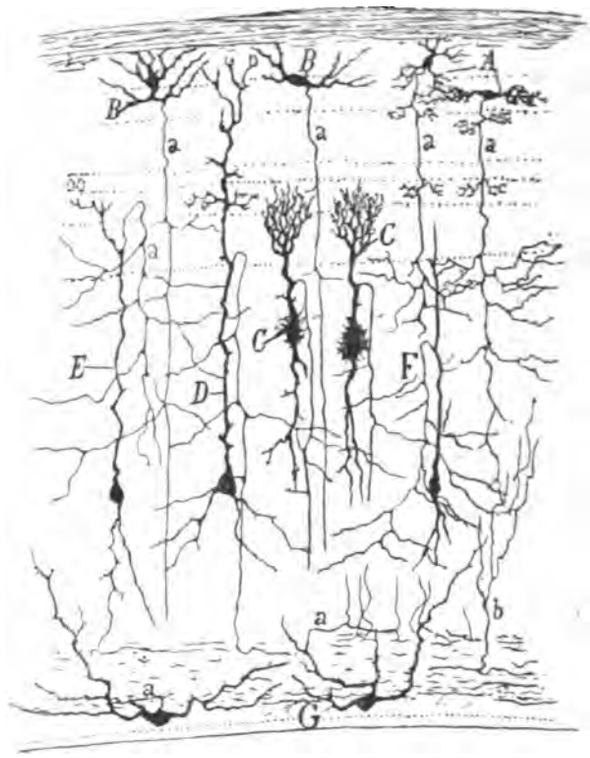


Fig. 10. — A, células pequeñas estrelladas de la capa segunda y tercera; B, célula de cilindro central largo de la capa cuarta; C, célula en cayado corto; D, célula en cayado largo; E, célula de cilindro eje arqueado; F, célula en cayado de cilindro-eje corto; G, células de la substancia gris central.

logía. Su cuerpo es prolongado y suministra ramas largas, arqueadas, que emergen de los extremos de éste y se dividen en ramitos finos filamentosos, semejantes á cilindro-ejes cortos, rematados en unos penachos varicosos, esparcidos por todos los plexos retinianos. Estas células las hemos encontrado en todos los vertebrados. Por la disposición terminal de estas ramitas en penachos varicosos, las hemos denominado en los rep-

tiles *células empenachadas*. El axon legítimo emerge siempre del cuerpo, y penetra dando escasas colaterales en la substancia blanca central. Por lo demás, este corpúsculo, que también ha sido confirmado por van Gehuchten, abunda de un modo considerable en la capa decimatercera.

Nuestras investigaciones nos han demostrado que las expansiones periféricas de estos corpúsculos afluyen á todos los plexos periféricos, habiendo algunas que alcanzan las regiones más externas del techo óptico. Por otra parte, si se tiene en cuenta la considerable longitud transversal de las ramas generadoras de los penachos terminales, se comprenderá la gran concentración del impulso nervioso periférico que se verifica en estos elementos, relacionados, como casi todos los del lóbulo óptico, con las arborizaciones ópticas ó retinianas.

6.ª *Células nerviosas de cilindro-eje arqueado.*— Aunque bien pudiera tratarse de una desviación de la segunda variedad de célula en cayado, consideramos como un tipo distinto un corpúsculo (fig. 10, *E*) de cuerpo pequeño y tallo radial, que rara vez pasa de la capa sexta, y cuyo axon brota de un ángulo obtuso formado por éste, el cual axon, después de un corto trayecto hacia afuera, se encorva y desciende formando un arco más ó menos cerrado. Este cilindro-eje da multitud de ramitas divergentes, en virtud de las cuales, se adelgaza considerablemente, extinguiéndose entre la capa duodécima y undécima, sin alcanzar la capa decimacuarta.

Esta célula existe con iguales caracteres en los batracios, reptiles y peces, y la consideramos nosotros como un corpúsculo de axon corto central, cuyas ramitas terminales se extienden en ancha superficie.

7.ª *Células invertidas de cilindro central.* — Estas células, no estudiadas por mi hermano ni por van Gehuchten, yacen profundamente en la capa undécima, y ofrecen de especial su situación y la orientación totalmente invertida de sus ramas protoplasmáticas, las cuales brotan de un tallo radial profundo y se distribuyen oblícuamente hacia adentro y abajo, es decir, en sentido inverso á la ordinaria distribución de las dendritas en las demás células.

La expansión funcional marcha primeramente hacia afuera avanzando hasta la capa novena ó décima, desciende después bruscamente hacia adentro y penetra en la zona blanca profunda. De la parte más culminante del arco descrito por el axon, ó al descender, emerge una larga colateral que ingresa en la capa sexta, formando en ella una arborización terminal. Estas células especiales existen también en los reptiles (figura 9, *D*).

8.ª *Células de cilindro-eje corto periférico* (fig. 9, *EE*). — Reconócense dos tipos: uno de cuerpo pequeño y ramas curvas divergentes ó

transversales, y otra de soma piramidal y tallo radial periférico. El cilindro-eje se distribuye por la octava capa, llegando algunos ramitos de éste hasta el plexo de la séptima capa, formando una extensa arborización terminal entre los apiñados elementos de la octava capa.

Duodécima capa.—Así denomina mi hermano un espacio estrecho situado por encima de la capa ganglionar (decimatercera de mi hermano), rico en fibras nerviosas y con escasas células. Los corpúsculos de esta capa no han sido impregnados por este autor, pero nosotros nos hemos convencido que no exhiben caracteres especiales, puesto que aquí se ven células en cayado, mezcladas con elementos ganglionares de los dos tipos ya conocidos. El aspecto ligeramente plexiforme ó molecular con que se muestra esta capa en los preparados á la hematoxilina, depende de que por su interior se distribuyen gran número de dendritas basilares emanadas de células de diversas capas, con especialidad de los corpúsculos de cayado y de cilindro-eje retiniano. Esta capa corresponde á las zonas moleculares ó plexiformes profundas de la substancia gris central de los reptiles y batracios, zonas que en las aves, lo mismo que en los peces *teleosteanos*, se encuentran por encima de la substancia blanca central.

Además, esta capa se halla atravesada, en sentido perpendicular, por multitud de fibras, nacidas de la substancia blanca central (parte mielinada de los cilindro-ejes en cayado y otros elementos de expansión profunda), y por otras, que llevan un curso transversal y engendran una capa laxa sobre las fibras de la decimacuarta capa. Estas últimas fibras se continúan con el fascículo *geniculado lobular* antes expuesto.

Decimatercera zona (undécima capa de las células fusiformes de Stieda ó de las células multipolares de Bellonci).—Como demostró mi hermano, las preparaciones al carmín asociado al método de Weigert-Pal, permiten reconocer en esta capa células muy gruesas (de 30 á 40 μ), de forma estrellada ó triangular, que encierran un núcleo vesiculoso y ancho, provisto de un nucleolo muy aparente.

El método de Golgi nos revela que estas células ofrecen largas ramas protoplasmáticas de curso ascendente, muy oblícuas á veces, casi horizontales, las cuales se distribuyen por el interior de los plexos retinianos. En cuanto al cilindro-eje, brota del cuerpo de la célula casi siempre y se continúa con una fibra central.

Por el distinto grosor de las dendritas hemos dividido nosotros estas células en dos tipos (fig. 11, *A* y *B*), ya descritos en la undécima capa.

1.° *Célula ganglionar de expansiones protoplasmáticas axoniformes* (ó empenachadas también pudieran llamarse).—Son, á nuestro entender, las más abundantes, ofrecen un cuerpo prolongado con dos ramas opuestas sumamente largas, que, naciendo de los extremos de éste, se extienden á

considerables distancias en sentido transversal. Además, del lado superior del cuerpo también emergen dos ó tres gruesos tallos protoplasmáticos, pronto descompuestos en varios filamentos muy delgados que van á las regiones del techo óptico. Todas estas prolongaciones van suministrando en su curso, hasta agotarse en un penacho irregular y aplastado, delgados filamentos divididos dos ó tres veces, y cada vez más adelgazados, que se terminan á distintas alturas mediante unos penachos varicosos muy semejantes á la terminación de las colaterales nerviosas.

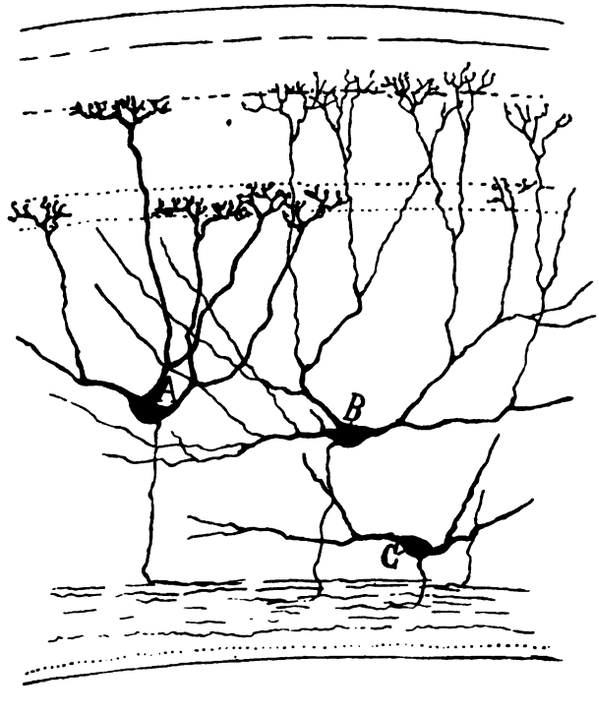


Fig. 11.—A, célula ganglionar de ramas gruesas ; B, célula ganglionar de ramitas finas ; C, célula de idéntica clase de la capa décimatercera.

A nuestro modo de ver, los corpúsculos que mi hermano describió en la capa molecular del cerebro en los mamíferos, y que nosotros hemos visto también en la corteza de los reptiles, corresponden á este tipo también. Las expansiones protoplasmáticas adelgázanse considerablemente, revistiendo la forma de un cilindro-eje, pero además existe siempre una expansión funcional legítima, facilísima de ver en los corpúsculos del lóbulo óptico que estamos estudiando, y más difícil de percibir en los elementos de la corteza. Sin embargo, en la corteza cerebral de los reptiles se consigue distinguirla con relativa facilidad.

2.° *Célula ganglionar de gruesas dendritas* (fig. 11, *A*).—Semejante á la anterior, de la que difiere solamente por el aspecto legítimamente protoplásmico y espesor común de las dendritas secundarias y terciarias.

Décimacuarta capa (capa de las fibras medulares de Bellonci, duodécima capa de Stieda).—Consta de una multitud de tubos nerviosos medulados de distintos calibres, dirigidos en su mayor parte en sentido transversal. A esta zona vienen á parar casi todos los axones descendentes del techo óptico. Conforme descubrió mi hermano, las fibras de esta capa, presentan colaterales ascendentes que se arborizan en distintas alturas.

También hemos comprobado las divisiones en *T*, descritas por dicho autor en el curso de algunos axones descendentes habitantes en esta zona. Aparte de las colaterales, mi hermano habla también de la existencia de fibras terminales, llegadas con los tubos de la capa décimacuarta, ascendentes hacia la substancia gris del techo y arborizadas entre las zonas medias de éste, con una ramificación laxa de enorme extensión. También van Gehuchten las ha confirmado. He aquí según nuestro modo de ver, la disposición general de las fibras centrales del lóbulo óptico en las aves.

La capa de substancia blanca contiene fibras antero-posteriores ú oblícuas y transversales, que, según reconoció mi hermano, son las más abundantes. Estas fibras, provistas todas de mielina, tienen en su mayor parte su origen en el techo óptico, en los elementos de cilindro-eje central. Como ya llevamos indicado en páginas anteriores, algunos corpúsculos de axon central originan dos ó quizá más fibras de la substancia blanca, mediante divisiones en *T* ó más complicadas todavía. Pero también, como demostró mi hermano y nosotros hemos visto en todos los vertebrados, contiene esta capa fibras terminadas en el interior del lóbulo mediante extensas arborizaciones libres repartidas por todo el espesor del techo óptico. Entre éstas, algunas se continúan con las fibras del fascículo geniculado lobular. También debemos mencionar la existencia de gran número de colaterales dimanadas de estas fibras profundas, las cuales se esparcen arborizándose por el interior de todas las zonas plexiformes. Nosotros hemos podido perseguirlas hasta el plexo de la capa tercera y hasta la zona de fibras ópticas periféricas, con las cuales se entremezclan.

¿De dónde proceden estas fibras arborizadas? Algunas vienen del fascículo nombrado, pero otras ascienden por los fascículos *tecto-espinales*, según hemos podido ver en los reptiles. De presumir es que otras vengan del cerebro, acompañando á las fibras pedunculares que parecen ir al techo óptico.

Décimaquinta capa. — Está formada por alguna que otra célula ner-

viosa, al parecer idéntica á las de la capa décimatercera y por fibrillas nerviosas bajadas de la capa anterior. Representa la substancia gris central de los batracios, reptiles y peces (fig. 10, *G*).

Al estudiar la disposición general de la capa de la substancia blanca interna del lóbulo, parécenos oportuno decir algo de las conexiones que esta importantísima zona ofrece con varios fascículos que se continúan con ella, á fin de determinar la marcha de las fibras lobulares por el interior de otras regiones encefálicas. Este interesante punto ha sido tratado con bastantes detalles por Edinger en los vertebrados inferiores, valiéndose del método de Weigert, preferentemente; pero poco es lo que se lleva hecho mediante la aplicación del método de Golgi, á lo menos en las aves, reptiles y batracios. En nuestras anteriores publicaciones, digimos algo respecto á estos últimos vertebrados. He aquí el concepto que tocante á estas conexiones en las aves, hemos formado :

La substancia blanca profunda, se continúa posteriormente con el fascículo *tecto-espinal de Edinger* y con el fascículo longitudinal lateral. Este último tiene su origen preferente en el *ganglio lateral* del cerebro medio, pero sus fibras se entremezclan, en parte, con las más internas del anterior. En cuanto al fascículo *tecto-espinal*, tiene su origen en la parte posterior y lateral del lóbulo, arrancando sus fibras directamente de esta capa, y llevando una marcha caudal y oblícua hacia el bulbo. En este trayecto cubren sus fibras al ganglio *del istmo*, dejando, quizá no todas, pero desde luego muchas de ellas, colaterales arborizadas en el interior de este centro. Las colaterales más profundas irían al ganglio lateral.

En las aves, el *corpus posterior* de Bellonci, que se conceptúa equivalente al tubérculo cuadrigémino posterior de los mamíferos, está representado por una masa de substancia gris poco aparente, colocada por detrás del lóbulo óptico. Por el interior de esta región, se esparcen también algunas fibras venidas de la substancia blanca profunda. Todas las fibras constitutivas del fascículo tectal, ¿nacen en el techo óptico? No, ciertamente, puesto que algunas terminan también en las regiones profundas del techo, mediante arborizaciones libres, según hemos visto con toda claridad en los reptiles y en los batracios. Probablemente, estas fibras nacen en la médula ó en el bulbo, y unen centros desconocidos con el lóbulo óptico, ó quizá correspondan al trigémino, al acústico, ó algún otro nervio que mantenga conexiones íntimas con los centros ópticos.

Fascículo longitudinal lateral. — Como demostró ya Edinger, tiene su principal origen en el ganglio lateral. Sus fibras nacen en su mayor parte en este ganglio, en sus células propias, pero también contiene fibras centrípetas que vienen del bulbo y la médula, y se arborizan en su inte-

rior, entremezclándose con las colaterales arborizadas de las fibras más internas de la substancia blanca lobular en su curso ventral.

Comisura interlobular. — En el surco medio que separa un lóbulo óptico del otro, hállase en todos los vertebrados una comisura (completamente libre en la región media en las aves, por virtud de la gran separación de estos órganos), y la que, partiendo de la substancia blanca de un lóbulo, pasa á la misma zona del opuesto. Estas fibras cubren en parte la comisura posterior y hasta forman parte de ella en las aves, y constituyen una corriente fibrilar, que se esparce por las regiones más superficiales del techo óptico del lado opuesto.

En los teleosteanos pasan estas fibras por encima del *torus longitudinalis*, y formando hacecillos muy finos en el techo óptico, ascienden hasta las zonas de fibras más superficiales, é ingresan en las mismas capas de las fibras retinianas, con las cuales se confunden.

En los demás vertebrados, no hemos podido ver la conexión de las fibras de la comisura interlobular con la del *tractus opticus*, de manera que conceptuamos excepcional esa disposición de los peces.

Radiación á la comisura posterior. — La fig. 12 demuestra perfectamente que la comisura posterior tiene en gran parte su origen en la capa décimacuarta del techo óptico. Las fibras más anteriores de esta zona, penetran en esta comisura y pasan al otro lado. Probablemente, estas fibras son las que descienden de la comisura por la parte más interna de su pie ó radiación ventral, y las cuales se continúan con las fibras propias del fascículo longitudinal posterior (fig. 12, *FF*).

Nosotros hemos demostrado esta conexión en los reptiles (1), sobre la cual hemos de insistir más adelante.

Tan considerable es la afluencia de fibras á la *comisura posterior*, que suponemos que el mayor número de éstas procede del lóbulo óptico, siendo ésta una vía de proyección importante de las fibras nacidas en las células propias del techo. Estas fibras, dimanadas probablemente de las células de axon centrales y conexionadas en su mayor parte con las fibras retinianas, transmitirán á otros centros, y especialmente á la médula, el movimiento nervioso iniciado en el lóbulo. Esta es, á nuestro juicio, la vía principal de los reflejos motores oculares (fig. 12, fascículo 3).

Fibras ventrales de la capa medular profunda. — En los cortes frontales de los lóbulos ópticos, vénse bajar gran número de fibras del lóbulo óptico, las cuales forman tres capas: *externa*, *media* é *interna*. La *externa* confúndese de tal manera con el *tractus opticus* en su periferia, que es dificilísimo separar unas fibras de otras. Nada nos extraña que

(1) *Revista trimestral micrográfica*: Tomo II, 1897. Fascículo longitudinal de los reptiles, 1898.

Schulgin haya supuesto que algunas fibras del tracto tienen su origen en la substancia lobular profunda. Especialmente en la parte postero-externa del lóbulo, punto de salida del *fascículo tecto-medular*, hay una completa confusión entre las fibras retinianas y las que originan este fascículo. Sin embargo, el método de las degeneraciones que hemos empleado nosotros diversas veces en los batracios y reptiles, no nos ha demostrado jamás que algunas fibras retinianas terminen en la capa medular profunda. Pero esto no obsta para que de estas fibras puedan mar-

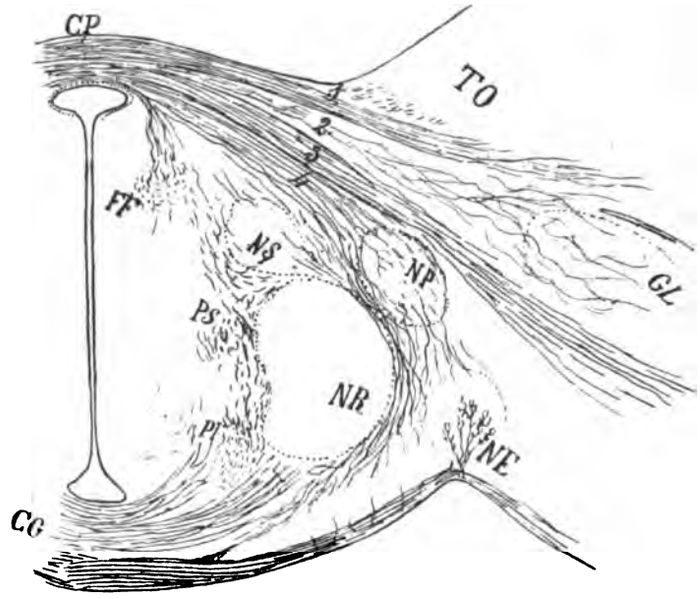


Fig. 12.—CP, comisura posterior; 1, comisura interlobular ó dorsal que se adapta á la parte superior de la comisura posterior; 2, fibras comisurales dimanadas del ganglio lateral; 3, radiación lobular de la comisura posterior venida de la capa décimacuarta del techo óptico; 4, radiación del núcleo pretectal y ganglio superior del tálamo; TO, techo óptico; GL, ganglio lateral; NS, núcleo superior del tálamo; PS, porción superior del fascículo striotalámico; PI, porción inferior del mismo; CG, comisura de Gudden; TO, tracto óptico; NE, núcleo externo del techo.

char algunas hacia el ojo, teniendo su terminación en las arborizaciones fibrilares de la retina. Si esto sucede, claro está que el método de Marchi no había de evidenciar señal alguna degenerativa á estas fibras centrífugas cuando se extirpa un ojo. Esta confusión, entre unas y otras fibras, sólo se verifica en la región más periférica de esta capa, puesto que las profundas pueden seguirse hasta la región basal del cerebro me-

dio, en cuyo punto cambian de dirección, haciéndose antero-posteriores. El mayor número de estas fibras marchan hacia la médula.

La *capa media* recorre oblícuamente hacia adentro y abajo la región interior del lóbulo, y, al llegar á la región basal, hácense también antero-posteriores, marchando preferentemente hacia atrás.

La *capa interna* contiene también fibras venidas de la región gris central del techo óptico. El destino de estas fibras parece distinto. Algunas se ven penetrar en el núcleo del motor ocular común, y otras parecen continuarse con el fascículo longitudinal posterior ; otras, en fin, se entrecruzan en la línea media, formando una decusación observada por todos los autores.

Como se ve, la mayor parte de las fibras descendentes del techo óptico, se incurvan hacia atrás al llegar á la región basal del cerebro medio y marchan á la médula ; pero en cortes tangenciales de esta región, obsérvase que algunas de estas fibras descendentes marchan á los pedúnculos cerebrales, siguiendo el curso de las fibras intratalámicas del cordón striotalámico y marchando por lo tanto al cerebro.

COMISURA POSTERIOR

Está constituída por un trazo arqueado de gruesas fibras, que pasa por la parte anterior del lóbulo de un lado al otro. En las aves, hállase, en parte, cubierta por la comisura interlobular (fig. 12, 1). Esta comisura está formada por el paso de un lado al otro de diversos hacecillos ó radiaciones fibrilares nacidos en regiones distintas.

1.ª *Radiación de la parte dorsal del lóbulo ó comisura interlobular.*— Esta, en realidad, no forma parte de la comisura que estamos estudiando, pero en las aves se confunde con ella en su parte posterior, hasta el punto de ser difícil su separación de las fibras propias de la misma (fig. 12, 1).

2.ª *Radiación del ganglio lateral* (fig, 12, 2).—Formada por un ténue hacecillo colocado por debajo de la banda superior de la comisura ó de la comisura interlobular. Este estrecho hacecillo conduce también fibras venidas de la substancia gris central del techo ó sea de la capa décimaquinta y pone en relación recíproca los dos ganglios laterales.

3.ª *Radiación lobular de la comisura* (fig. 12, 3).—Así denominamos á una banda gruesa de fibras dimanadas de la capa medular profunda del lóbulo, la cual constituye la afluencia principal de esta comisura.

4.ª *Radiación del núcleo pretectal, ganglio superior del tálamo y cuerpo geniculado.*—Procedentes de estos ganglios y de la parte superior del

cuerpo geniculado, afluyen abundantes fibras á la parte inferior de la comisura, formando su banda inferior.

Es indudable, pues, que todas las regiones ópticas indicadas, mandan fibras al lado opuesto. Entre estas fibras encuéntrase parte de la bifurcación interna del fascículo geniculado talámico, que como se manifestó en páginas anteriores, proyecta fibras á esta región. Todos los centros ópticos talámicos están conexionados entre sí mediante la comisura posterior, según se infiere de la anterior descripción.

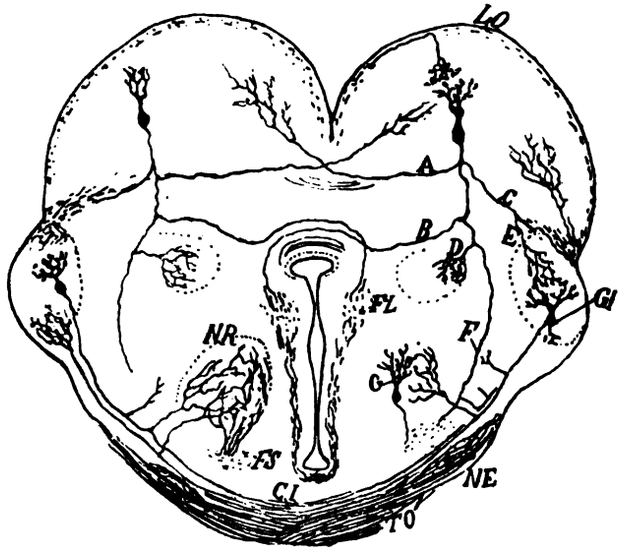


Fig. 13. — Esquema destinado á mostrar las fibras que irradian del cilindro-eje de las células del techo óptico; LO, lóbulo óptico; A, rama para la comisura dorsal interlobular; C, rama para el fascículo tecto-espinal; B, rama para la comisura posterior; D, rama para el ganglio lateral; F, rama para el ganglio del istmo; P, rama á la región basal del centro medio; OI, ganglio del istmo con una célula que engendra una fibra de la comisura de Gudden; EL, fascículo longitudinal posterior; CI, comisura interior; NR, núcleo redondo con arborizaciones venidas de las fibras de la comisura de Gudden; G, célula del núcleo redondo que manda su cilindro al fascículo striotalámico; FS, fascículo striotalámico; TO, tracto óptico; NE, núcleo ektomammilar.

Curso ventral de las fibras de la comisura posterior. — En todos los vertebrados inferiores hemos comprobado nosotros con el método de Golgi que las fibras de esta comisura, después de descender en el centro medio hasta la región basal, se hacen antero-posteriores. En las aves hemos podido observar que parte de estas fibras se continúan con la porción superior del *fascículo peduncular*, marchando probablemente al cerebro. Otras constituyen un hacecillo laxo que desciende por la parte

interna del tálamo y se continúa con el *fascículo longitudinal posterior* (figura 12, *FP*). Estas fibras se distinguen con toda claridad en los reptiles, donde hemos observado que este fascículo recibe fibras comisurales que marchan hacia atrás, penetrando probablemente en los núcleos motores del ojo. Además, hemos visto también que otras fibras, procedentes de esta comisura, llevan un curso frontal y penetran, en parte al menos, en la porción anterior del citado fascículo, yendo á formar parte de la *comisura post-quiasmática* de este fascículo, descrita por nosotros en los reptiles.

En las aves no hemos podido observar las fibras comisurales divididas en *T*, descubiertas por nosotros en los reptiles; pero juzgamos probable su existencia, lo mismo que en los mamíferos. Nuestras investigaciones en estos vertebrados no son tan numerosas como en los reptiles y batracios, y por esa razón no nos ha sido posible realizar observaciones tan precisas, respecto á las relaciones existentes entre el fascículo longitudinal y la comisura posterior.

CONCLUSIONES

Las consideraciones generales que se deducen del trabajo actual, están en perfecta relación con las formuladas por mi hermano y van Gehuchten en estos vertebrados, y por las enunciadas por nosotros en nuestras Monografías sobre los batracios y reptiles.

1.ª El nervio óptico conduce fibras retinianas terminadas mediante arborizaciones libres en el cuerpo geniculado talámico, *núcleo externo tectal*, *ganglio pretectal*, *ganglio ectomamilar*, *techo óptico*, *ganglio del istmo* y *ganglio meso-tectal*.

2.ª El *tractus opticus* conduce fibras centrífugas nacidas en el *cuerpo geniculado* talámico y techo óptico, y quizá en algún otro centro de los citados.

3.ª Del cuerpo *geniculado*, tanto en su parte anterior como en la posterior, nacen dos fascículos denominados por su situación *geniculado superior* ó *inferior*, que van al pedúnculo cerebral formando parte de la vía óptica central. Estos fascículos contienen fibras nacidas en los corpúsculos propios de este centro óptico, y fibras arborizadas en el interior del mismo, probablemente de procedencia cerebral.

4.ª El cuerpo *geniculado talámico* contiene profundamente el fascículo *geniculado lobular* que lo recorre de arriba á abajo. Este fascículo lleva fibras nacidas en el techo óptico y en el cuerpo geniculado, y fibras arborizadas en estas regiones y venidas de centros desconocidos. Semejante hacecillo marcha también al cerebro, incorporándose al pedúnculo.

5.ª En el *núcleo pretectal* penetran también fibras retinianas arborizadas ó colaterales de éstas. De este centro nacen fibras que van al bulbo por el fascículo *bulbar* ó *medular* y fibras que van á la comisura posterior (radiación del núcleo pretectal). Este ganglio, pues, forma parte integrante de los centros ópticos.

6.ª El ganglio superior del tálamo recibe también fibras arribadas del cuerpo geniculado. De él sale un fascículo que marcha hacia la médula.

7.ª El *núcleo externo* del techo recibe por fuera abundantes colaterales nacidas en el *tractus opticus*, y profundamente fibras y colaterales arborizadas derivadas del fascículo *geniculado tectal*. Sus células mandan los cilindros á las fibras retinianas unas y á las fibras profundas otras.

8.ª En el núcleo *meso-talámico* terminan tubos nerviosos retinianos procedentes de la raíz media del *tractus opticus*.

9.ª En el *núcleo ektomammilar* ingresan colaterales retinianas arborizadas (y quizá axones también), nacidas en la raíz basal del nervio óptico. Las células de este centro mandan hacia arriba y atrás sus cilindroejes, las que parecen ingresar en el fascículo que va al cordón longitudinal posterior.

10. El *núcleo ektommamilar* origina varios fascículos de fibras, debiendo distinguirse principalmente: 1.°, el fascículo para el núcleo *pretectal;* 2.°, el *comisural;* 3.°, el que marcha al fascículo longitudinal posterior.

11. El *ganglio del istmo* da origen á la mayor parte de las fibras que constituyen la comisura inferior. Estas fibras, en parte nacen en los corpúsculos propios de este ganglio y en parte se arborizan en su interior.

12. También en el interior del *ganglio del istmo* se arborizan numerosas fibras venidas de las regiones profundas del techo óptico, dimanadas de la división en V de las que forman el fascículo *tecto-espinal*.

13. Es muy verosímil que en el *ganglio del istmo* se arboricen fibras retinianas procedentes del fascículo óptico basal (y probablemente también del *medial*).

14. Del ganglio *lateral meso encefálico* nace el fascículo *longitudinal lateral* que va á la médula. Sus fibras parecen continuarse con los cilindros-ejes de los corpúsculos de este centro. También trasporta fibras arborizadas en este ganglio que deben nacer en la médula.

15. El ganglio lateral no recibe fibras retinianas, pero sí colaterales, nacidas de las fibras profundas del techo. Entre los dos ganglios laterales del cerebro medio, existen fibras unitivas ó comisurales que forman parte de la comisura posterior.

16. En el techo del lóbulo óptico pueden describirse 15 capas descontando la epitelial. En las 7 primeras se distribuyen las arborizaciones retinianas. Pueden dividirse éstas en *fibrilares*, *celulares* y *plexiformes*.

Las primeras son la 1.ª y 14.ª. Las celulares las 2.ª, 4.ª, 6.ª, 8.ª, 10.ª, 11.ª y 13.ª, y las plexiformes la 3.ª, 5.ª, 7.ª, 9.ª, 12.ª y 15.ª.

17. Las zonas plexiformes periféricas contienen : arborizaciones retinianas; arborizaciones de cilindro-ejes cortos; colaterales procedentes de las fibras profundas; colaterales ascendentes de algunas células de cilindro-eje central, tallitos protoplasmáticos de numerosas células de cilindro-ejes periféricos y profundos y cilindro-ejes y expansiones protoplasmáticas de corpúsculos fusiformes ó tangenciales observables en varias capas.

18. Entre los corpúsculos cuyas expansiones protoplasmáticas periféricas ingresan en los plexos retinianos, debemos citar preferentemente los corpúsculos en cayado, y las células ganglionares en sus dos tipos.

Entre los corpúsculos en cayado tenemos unos que se conexionan mediante sus ramitas protoplasmáticas con todos los plexos (primer tipo nuestro) y reciben el movimiento nervioso de los cuatro pisos de arborizaciones retinianas. Estas pudieran llamarse células en cayado *poli-estratificadas*, y otras sólo con el último piso, y por esta circunstancia pudieran denominarse *células mono-estratificadas*.

19. Las células ganglionares que viven en varias zonas celulares (preferentemente en la decimatercera), proyectan al interior de todos los plexos retinianos, ramas delgadas empenachadas. Dada la gran longitud de estas ramitas empenachadas, puede decirse que este corpúsculo condensa en su cuerpo el movimiento nervioso conducido por un gran número de fibras periféricas. En los reptiles, dada la longitud de las expansiones de estos corpúsculos, puede afirmarse que abarcan toda la extensión transversal de cada lóbulo.

20. La circunstancia de hallarse en el lóbulo óptico células que ofrecen conexión con sólo un piso de fibras retinianas (células en cayado, tercer tipo y algunas células de cilindro-eje central y periférico) y células relacionadas con diversos pisos de éstas, hace sospechar que la corriente óptica se concentra ó sintetiza más ó menos en los axones de las células del techo. Así, algunos de estos transmitirían el impulso de un sólo cono retiniano, y su función sería esencialmente analítica, mientras que otros propagan el impulso recogido por infinidad de conos, por lo que su función podría estimarse como *reflejo motriz*. O, en otros términos, las células de extensa arborización protoplasmática y numerosas conexiones con fibras retinianas, representan quizá el primer anillo de la cadena reflejo-motriz del lóbulo óptico ; al paso que los elementos conexionados con una ó pocas fibras retinianas constituirían el aparato de la proyección óptica mental, sin que esto signifique exclusión absoluta de éstos en la producción de reflejos. De estos elementos podrían partir

las fibras de asociación inter-ideal ó intersensorial de que habla mi hermano en su reciente trabajo sobre el kiasma y vías ópticas para producir los *reflejos ideo-motores* (1). Esto es claro no pasa de una mera conjetura sin pretensiones de acierto.

21. La existencia en los plexos periféricos del techo de arborizaciones nerviosas terminales emanadas, ya de colaterales, ya de axones directos llegados de la substancia blanca del lóbulo y quizás de otros centros; la ramificación también en los mismos plexos de colaterales de los axones centrífugos señalada por mi hermano, etc., hacen verosímil la suposición de la existencia de una vía óptica centrífuga, destinada á producir algún efecto especial en la retina (¿ajuste de articulaciones, carga de corriente?). La cadena así formada constaría de dos neuronas: neurona cerebral terminada en el techo óptico; células de axon centrífugo ó retiniano de éste. Esta misma cadena se hallaría en el centro geniculado talámico. De igual modo puede admitirse que ciertas arborizaciones arribadas de la médula (fibras centrípetas del fascículo tecto-espinal) transporten alguna acción medular sobre los elementos propios del techo óptico.

22. En los plexos centrales del techo óptico, se distribuyen arborizaciones finales de cilindro-ejes cortos, expansiones basilares y periféricas de diversos corpúsculos, fibras arborizadas procedentes de la capa medular blanca y multitud de colaterales nacidas en esta capa. Estos plexos existen en los lóbulos ópticos de todos los vertebrados y deben desempeñar un papel interesante en el dinamismo de la visión.

23. Ignoramos cuál sea el papel fisiológico que deba asignarse á los corpúsculos de cilindro-eje corto. Preferentemente distribuyen su arborización por varias capas plexiformes distintas, retinianas unas y periféricas y profundas otras. A veces, los corpúsculos de este tipo mandan indistintamente las arborizaciones de la expansión nerviosa ya á capas plexiformes ya á capas corpusculares. Si admitimos la hipótesis de que las arborizaciones de estos elementos unen entre sí á elementos de naturaleza distinta, debemos suponer que esa unión se refiere lo mismo á cuerpos celulares que á expansiones.

Como hipótesis que tiene su apoyo en numerosos hechos de observación, admitimos que la mayor parte de los cilindro-ejes de las células grandes del techo (células ganglionares y corpúsculos cónicos especialmente), originan varias fibras de curso y destino distintos. Nosotros opinamos que el cilindro-eje de estas células produce las siguientes fibras: 1.ª, una fibra que va á la médula á formar parte del fascículo *tecto-espinal*; 2.ª, otra que pasa al otro lado, formando parte de la comisura pos-

(1) *S. Ramón Cajal: Revista trim. micrógr.*, t. II, 1 y 2 fasc., 1898.

terior, y la cual descendería ya en el otro lado, hasta continuarse con el *fascículo longitudinal posterior*; 3.ª, otra ú otras, que marchan hacia abajo, llegando á la región basal del cerebro medio, en cuyo punto se harían horizontales, marchando ya á la médula, ya al cerebro, formando parte de la vía óptica central; 4.ª, otra que pasaría al lóbulo opuesto, contribuyendo á formar la comisura dorsal ó interlobular; 5.ª, otra que se distribuye en el interior del ganglio del istmo, conexionándose con las células que originan la comisura de Gudden. Según esta conexión, la excitación óptica recogida en el techo por una de estas células, podría provocar acciones en diversos centros.

25. Las leyes de ahorro de espacio, materia y tiempo, formuladas por mi hermano (1), se cumplen también en el lóbulo óptico de las aves, bien que con ciertas restricciones, pues las referidas leyes hay que tomarlas no como relaciones absolutamente constantes, sino como tendencias que la naturaleza convierte en realidades, en cuanto otras exigencias no se lo impiden.

Así, por ejemplo, suponiendo que la corriente óptica no vaya al soma (2), en la célula de axon arciforme se observa el camino de las colaterales nerviosas, pero no el de las corrientes aportadas al axon por las expansiones basilares. Esta particularidad y otros casos análogos que podrían citarse, indican que la acomodación morfológica de la célula no se ha realizado al objeto de ahorrar tiempo de propagación en el curso de todas las corrientes, sino exclusivamente en el trayecto recorrido por la excitación directa llegada por la retina, y que puede considerarse como la principal. La naturaleza parece haberse preocupado aquí, sobre todo de economizar trayecto á las colaterales iniciales del axon, á fin de que la excitación óptica recibida por la dendrita periférica, se transmita rápidamente á los corpúsculos inmediatos, asociados á la misma corriente homodinámica. En suma, cada célula parece recibir varias corrientes de importancia muy distinta; en muchos casos la morfología celular y el modo de origen del axon son tales, que pueden ser satisfechas para todas estas corrientes las leyes de ahorro de tiempo y de trayecto, pero cuando

(1) *S. R. Cajal*: Leyes de la morfología y dinamismo de las células nerviosas. *Rev. trim. micrógr.*, tomo II, 1897.

(2) Lo que mi hermano dió como inducción fisiológica probable, fundada en el examen de la morfología y conexiones celulares, ha sido experimentalmente probado por Bethe en los ganglios del *carcinus mœnas*, pues ha logrado provocar actos reflejos sin que participen en la conducción el soma de las neuronas. Es claro que no aceptamos la conclusión que este autor quiere desprender del hecho fisiológico, cuando dice que debe haber anastomosis en la substancia puntiforme, porque la transmisión en ésta puede explicarse también por la teoría del contacto.

la naturaleza se ve obligada, por razones topográficas ó acaso por móviles utilitarios aún no bien esclarecidos, á mejorar una de las vías intracelulares de conducción, la más favorecida resulta siempre la recorrida por la excitación principal, que en los centros ópticos es precisamente la llegada de la retina.

LA RED SUPERFICIAL DE LAS CÉLULAS NERVIOSAS CENTRALES

POR

S. RAMÓN CAJAL

Cuando se colorean las células nerviosas de la corteza cerebral por el azul de metileno (método de inyección de Ehrlich, fijación de Bethe, endurecimiento en formol platínico, conservación en damar), ocurre de vez en cuando que el color, en vez de extenderse por todo el protoplasma, se deposita solamente en la capa cortical de éste, dibujando una reticulación de color azul más ó menos intenso. Esta reticulación, que se muestra en todas nuestras preparaciones ya antiguas del azul de metileno, ha sido recientemente descrita por Bethe (1) y por Nissl (2), quienes la atribuyen á la existencia en torno de la célula de un aparato fibrilar reticulado, en continuación, según quiere Nissl, con los filamentos de una especie de rejilla intersticial, que atravesaría toda la substancia gris, y que vendría á ser el principal camino de las corrientes nerviosas.

El error envuelto por esta interpretación es tan grave, tan grande el retroceso que su admisión implicaría en el conocimiento del sistema nervioso, que no podemos por menos de decir algo sobre este punto, con el natural deseo de evitar, en lo posible, que semejante equivocación, verdaderamente incomprensible en sabios del mérito de Bethe y Nissl, haga impresión en esos espíritus ligeros, más devotos de la moda que de la verdad, y que miran con fruición mal reprimida todos los ataques, por vanos é improcedentes que sean, dirigidos á las doctrinas científicas más sólidamente establecidas.

A la referida reticulación se le ha dado una importancia y un alcance que no tiene. Por no tenerlos, no la hemos mencionado nosotros en nuestro trabajo acerca de los efectos del azul de metileno en los centros nerviosos, porque creíamos entonces que se trataba de un efecto de vacuo-

(1) *Bethe*: Ueber die Primitivfibrillen in der Ganglienzellen vom Menschen und anderen Wirbelthieren. Morphol. Arbeit. v. Schwalbe. Bd. 8, H. 1, 1898.

(2) *Fr. Nissl*: Nervenzellen und graue Substanz. Munchener medicinischen Wochenscrift, nº 31, 32 y 33, 1898.

lización artificial, causado por el molibdato amónico. A semejante sospecha, nos condujo el observar que dicha reticulación no aparece nunca en las preparaciones fijadas por el método de Dogiel (picrato-amónico sólo ó combinado con el molibdato) y que, en cambio, se asocia muy á menudo á un estado de retracción del soma y á la creación de fosetas ó vacuolas superficiales por debajo de la membrana. No obstante, hoy no sostenemos esta interpretación sino para los corpúsculos de los ganglios raquídeos, simpáticos y células de la médula espinal, pues estudios recientes en aquellos elementos de la corteza cerebral que suponíamos cubiertos de vacuolas finas, nos han conducido á admitir que, en efecto, el azul revela en ellos una verdadera red protoplásmica.

También Golgi ha descrito recientemente (1) las referidas redes superficiales, aunque sin caer en el error de estimarlas como aparato nervioso conductor continuado con fibrillas de la substancia gris. Creemos, por lo demás, que este sabio identifica dos cosas diversas : los forros de cemento pericelular y la red superficial del protoplasma.

Los forros de cemento que este autor llama *revestimiento continuo periférico*, y que supone formados de neuroqueratina (¿por qué?) dispuesta ya en capa homogénea, ya estriada, ya escamosa, no son otra cosa que los descritos hace ya tiempo por nosotros en torno de las células de Purkinje (2). «Alguna vez se tiñe—decíamos—exclusivamente la capa de cemento que rodea inmediatamente una sola célula, cosa que se observa á menudo en las células de Purkinje, mostrándose aquella bajo la forma de una bolsita parda de superficie áspera y surcada por las impresiones que en ella producen los flecos descendentes». También en nuestro reciente trabajo sobre los efectos del azul de metileno en los centros nerviosos, insistimos sobre este particular, considerando la materia granulosa que rodea ciertas células provistas de arborizaciones nerviosas perisomáticas como de naturaleza conductriz y comparable á la substancia granulosa de la placa motriz (3).

En cambio, las redes finas limitadas al contorno protoplásmico, sin expansiones exteriores, que Golgi señala recientemente en las células motrices de la médula, bulbo raquídeo, nos parecen corresponder plenamente á las descritas por Bethe y Nissl. Quizás, sin embargo, en algún caso haya confundido dicho autor estas redes con los nidos nerviosos peri-

(1) *C. Golgi*: Intorno alla struttura delle cellule nervose. *Bollettino della Societá medico chirurgica di Pavia*. Sed. 19, Apnte, 1898.

(2) *S. R. Cajal*: Sobre ciertos elementos bipolares del cerebelo joven, etc. *Gaz. sanit. de Barcelona*. 10 Febrero, 1890.

(3) *S. Ramón Cajal*: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Revista trimestral micrográfica*. Tomo I, 1896.

celulares que nosotros (1), Held (2) y recientemente La Villa (3), hemos observado en torno de ciertos corpúsculos de los ganglios acústicos centrales.

Hé aquí, de todos modos, la referida red de Bethe tal como aparece en nuestros preparados.

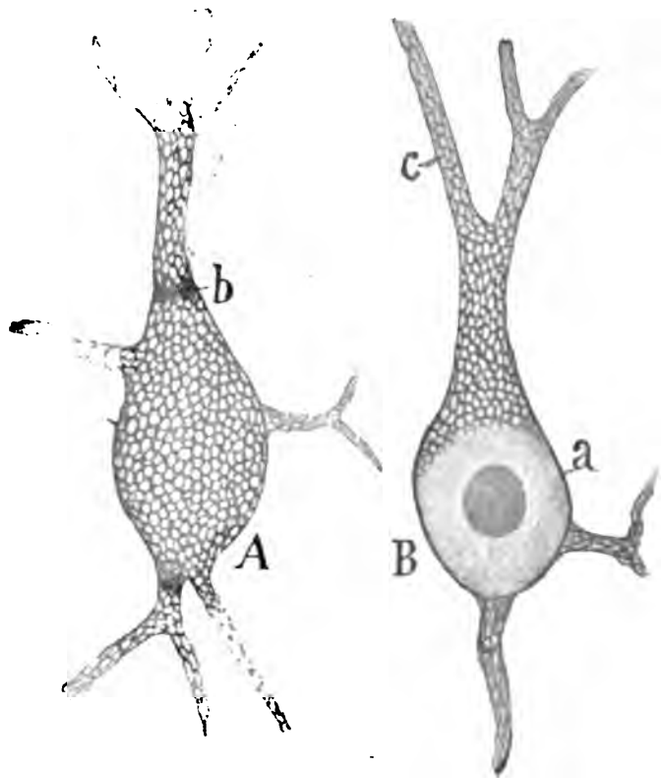


Fig. 1. — Dos células de la corteza cerebral del gato adulto. Método de Ehrlich. Fijación con molibdato amónico. — A, célula enfocada superficialmente ; B, célula enfocada en su plano central ; *a*, red membranosa superficial vista de canto ; *b*, grumos de color en el arranque de una expansión ; *c*, red de una dendrita.

En la fig. 1 dibujamos la disposición más común que nos presenta la citada reticulación perisomática. Los filamentos coloreados son cortos,

(1) *Cajal*: Beitrag zur Studium der Medulla Oblongata, des Kleinhirns, &. Leipzig, A. Barth. 1896, p. 72.

(2) *Held*: Beitrage zur Structur der Nervenzellen und ihrer Forsätze. 3 Abhandlung, 1897. Arch. f. Anat. u. Physiol. *Anat. Abtheil.*

(3) J. *La Villa :* Algunos detalles concernientes á la oliva superior y focos acústicos. *Rev. trim. micrógr.* Fasc. I y II, 1898.

relativamente espesos con relación á las mallas, de aspecto finamente granuloso con los más resolventes objetivos, y circunscriben espacios ovoideos, redondeados ó triangulares, muy desiguales en dimensión. Los hay de 0'4 de μ y de cerca de una μ. Esta reticulación espesa rodea toda la célula y aparece perfectamente limitada exterior é interiormente, á la manera de una membrana. El resto del protoplasma muéstrase granuloso y coloreado uniformemente de azul claro, sin detalle alguno estructural visible.

Al nivel de las expansiones dendríticas, dicha red palidece sensiblemente y sus mallas se alargan más ó menos. A veces, se la puede percibir muy bien en torno de las expansiones protoplásmicas gruesas, hasta las primeras, y á veces hasta las segundas dicotomías. Pero de ordinario, á poca distancia del soma, la coloración resulta tan débil que es ya imposible formar idea de la disposición del retículo; no pocas veces el arranque de las dendritas se marca por un súbito aumento de coloración de la red y hasta por el teñido difuso del protoplasma en una corta extensión de las mismas (fig. 1, *b*).

Ya hemos visto que, en el soma, la red aparece como superficial, rodeando la célula; lo mismo cabe observar en los tallos dendríticos gruesos; pero á medida qne nos arrimamos á las divisiones secundarias, la reticulación pierde su aspecto cuticular, reparándose claramente su continuación con el retículo interior del protoplasma. El axon no se colorea poco ni mucho.

Por consecuencia de la superficialidad de la reticulación en el soma, no es posible saber las conexiones que ésta posee con los grumos cromáticos, que, por lo demás, no aparecen coloreados en estas preparaciones.

Hasta ahora las referidas redes no las hemos podido ver más que en el cerebro y en el asta de Ammon. En la corteza cerebral se presentan en tal cual pirámide, pero más comunmente en células que, dada su figura, cabe identificar con elementos de axon corto. Nos ha parecido además que la mencionada red se muestra de preferencia en los elementos situados no lejos de vasos excesivamente cargados de azul de metileno. Trátase, pues, de una impregnación intensiva y superficial que sólo tiene lugar en presencia de un exceso de reactivo. En el asta de Ammon del gato y conejo las células que más claramente nos han mostrado la consabida reticulación periférica, han sido ciertas piramidales de axon ascendente, descritas por nosotros en la capa de los granos.

Ni en el cerebelo ni en el bulbo, médula ó ganglios raquídeos ó simpáticos hemos logrado observar redes bien aparentes y finas como las antes descritas. Es cierto que en los corpúsculos de la capa molecular del cerebelo (células de cesta), se advierte á menudo una reticulación azul, pero

ésta depende de una vacuolización superficial, es decir, de las retracciones locales en foseta del protoplasma; las crestas separatorias de estas fosetas de retracción trazan una como reticulación grosera, y el mayor espesor de la célula á su nivel, se traduce por una coloración azul más intensa que en el resto del protoplasma; igual fenómeno nos ofrecen los corpúsculos del gran simpático y ganglios raquídeos. Sin embargo, en tales elementos, aparte de la apariencia reticular de las crestas protoplásmicas intervacuolares; nos ha parecido que á menudo fijan también el color azul los trabéculos superficiales del retículo protoplásmico, los cuales exhiben una reticulación irregular floja, de mallas mucho más anchas que las descritas en los corpúsculos cerebrales.

En suma, y para no alargar más esta nota, nuestras observaciones acerca de la membrana celular y de las referidas redes perisomáticas, nos permiten inferir:

1.° Que algunas células nerviosas poseen dos capas superficiales: *a*) una hialina, finísima, sin estructura aparente, situada por fuera del cuerpo celular, y continuada con la todavía más delicada que rodea las expansiones protoplásmicas, cutícula cuya presencia se prueba por la *cianofilorragia* (1), y otros hechos y observaciones ya relatados en trabajos anteriores; y *b*) una red superficial colorable por el azul de metileno.

2.° Esta red superficial del espongioplasma colocada debajo de la membrana, formaría una capa aplanada, íntimamente adherida á la superficie interior de ésta. Esta reticulación, que acaso posea una composición química algo diferente del resto del espongioplasma, se enlaza interiormente con éste, y se continúa también sin límites precisos con la red interior de las expansiones dendríticas. La imposibilidad de distinguir en éstas la malla superficial de la profunda, proviene de que, merced á la delgadez de tales expansiones, el depósito de color se extiende al espesor entero del espongioplasma.

3.° La citada red superficial no es, pues, ningún elemento nuevo, sino una parte aplanada y superficial del espongioplasma, parte que acaso forme debajo de la membrana una red más tupida y robusta que el resto del retículo celular. Esta misma superficialidad explicaría su coloración exclusiva por los depósitos del azul de metileno, sin que con esto pretendamos negar que esta porción de la red posea alguna mayor afinidad por dicho reactivo que el resto del espongioplasma.

4.° La referida red no emite exteriormente ninguna especie de expan-

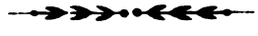
(1) Véase nuestro trabajo: Las células de axon corto de la capa molecular del cerebro. *Rev. trim. micrógr.*, tomo II, 1897.

Consúltese también: El sistema nervioso del hombre y de los vertebrados. Fasc. I, Diciembre 1897. Elementos del tejido nervioso, p. 112 y siguientes.

siones, sino que se halla limitada por fuera con perfecta corrección. Si en algún caso excepcional vénse expansiones como espinosas, emanadas del contorno celular, éstas provienen de la difusión del color, según ciertas direcciones, trazadas, ya por el paso de fibras nerviosas, ya por el arranque de espinas ó finas expansiones incompletamente coloreadas. Los errores á que la difusión estracelular del azul de metileno puede dar lugar, han sido puestos de manifiesto por nosotros en nuestro último trabajo sobre la retina (1).

5.° Por ahora, y mientras Nissl y Bethe no aporten hechos más concluyentes, no hay por qué modificar la teoría de las neuronas, ni la doctrina de las conexiones mediante arborizaciones nerviosas pericelulares; pues la red ó armazón fibrilar de la substancia gris descrita por Nissl, no representa otra cosa que una conjetura anatomo-fisiológica enteramente gratuíta y contraria á cuanto nos enseñan sobre el particular los métodos más demostrativos.

(1) *S. Ramón Cajal*: Nouvelles contributions à l'étude histologique de la Rétine, etc. *Journ. de l'Anatomie et de la Physiol.* Sept. Oct. 1896, T. 32.



FOURTEEN DAY USE
RETURN TO DESK FROM WHICH BORROWED

Biology Library

This book is due on the last date stamped below, or
on the date to which renewed.
Renewed books are subject to immediate recall.

MAY 23 1957
MAY 14 1957
DUE
JUN 30 1979
Subject to Recall
Immediately
DUE
APR - 2 1979
Subject to Recall
STANFORD
INTERLIBRARY LOAN
JAN - 8 1979
DUE
JAN 7 1981
Subject to Recall
Immediately

RETURNED TO
JAN 5 '81
BIOLOGY LIBRARY

LD 21-100m-2,'55
(B139s22)476

General Library
University of California
Berkeley

1898
R4
v.3
BIOLOGY
LIBRARY
G
AUG 15 1900 ANATOMY DEPT.
338994 QL701
R4
Revista
v.3
BIOLOGY
LIBRARY
G
UNIVERSITY OF CALIFORNIA LIBRARY